



TITLE:

細菌のべん毛による遊泳運動に関する研究(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

後藤, 知伸

CITATION:

後藤, 知伸. 細菌のべん毛による遊泳運動に関する研究. 京都大学, 1997, 博士(工学)

ISSUE DATE:

1997-03-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3123616>

RIGHT:

細菌のべん毛による遊泳運動に関する研究

後藤 知伸

目 次

1 序 論	1
1.1 本研究の背景と従来の研究	1
1.2 本研究の目的と内容のあらまし	5
第1章の参考文献	7
2 抵抗力理論による単毛性細菌の運動の解析	10
2.1 緒 言	10
2.2 抵抗力理論による定式化	10
2.2.1 問題の設定と座標の定義	10
2.2.2 べん毛の速度と力の関係	11
2.2.3 菌体の速度と力の関係	15
2.2.4 力と力のモーメントの釣り合い	15
2.3 細菌の運動	16
2.3.1 べん毛の回転角速度ベクトル	16
2.3.2 べん毛に固定された座標系の運動方程式	16
2.3.3 細菌の速度ベクトルの運動	17
2.3.4 細菌の軌跡	19
2.4 べん毛モータの仕事率と効率	19
2.5 べん毛の粘性抵抗係数	22
2.6 一次元モデルでの検討	23
2.6.1 問題の設定	23
2.6.2 一次元の仮定	24
2.6.3 細菌の速度と角速度	24
2.6.4 べん毛モータの仕事率と効率	26
2.7 べん毛の形状と細菌の速度の関係	26
2.7.1 計算モデル	26
2.7.2 べん毛の巻き数の影響 (ケース1)	29
2.7.3 べん毛の大きさの影響 (ケース1)	32
2.7.4 べん毛の巻き数の影響 (ケース2)	36
2.7.5 べん毛のピッチ角の影響 (ケース2)	41
2.7.6 法線粘性抵抗係数/接線粘性抵抗係数の影響	43
2.7.7 粘性抵抗係数の大きさの影響	43
2.8 結 言	46
第2章の参考文献	48
3 細長物体理論および境界要素法による細菌運動の解析	49
3.1 緒 言	49
3.2 細長物体理論	49
3.2.1 べん毛によって誘起される流れ	49
3.2.2 菌体の影響	52
3.2.3 べん毛の運動速度	54
3.2.4 力と力のモーメントの釣り合い	56
3.3 境界要素法	57

3.3.1	境界積分方程式	57
3.3.2	細菌の速度と角速度の解析	59
3.3.3	離散化	60
3.3.4	要素分割と解析精度の検討	65
3.4	細菌の速度と角速度	70
3.5	細菌のまわりの流れ	76
3.6	結 言	79
	第3章の参考文献	80
4	べん毛の粘性抵抗係数の検討	81
4.1	緒 言	81
4.2	菌体とべん毛の相互作用	81
4.2.1	べん毛上の力の分布	82
4.2.2	菌体の有無によるべん毛上の力の分布の相違	85
4.2.3	菌体とべん毛の相互作用の評価指標	87
4.3	べん毛の形状と運動を考慮した粘性抵抗係数	89
4.4	結 言	98
	第4章の参考文献	99
5	傾いたべん毛をもつ細菌の運動	100
5.1	緒 言	100
5.2	抵抗力理論による定式化	100
5.2.1	解析対象	100
5.2.2	べん毛に働く力と速度の関係	101
5.2.3	細菌全体に働く力のつりあい	103
5.2.4	座標系の定義	103
5.2.5	菌体の移動	106
5.2.6	一本のべん毛の場合	107
5.2.7	複数のべん毛の場合	108
5.3	傾いた一本のべん毛をもつ細菌の運動	110
5.3.1	計算モデル	110
5.3.2	べん毛の粘性抵抗係数	110
5.3.3	細菌の速度と軌跡	111
5.4	二本のべん毛をもつ細菌の運動	121
5.4.1	菌体中心に対して点対称なべん毛	121
5.4.2	菌体の中心軸に対して線対称なべん毛	124
5.5	結 言	129
	第5章の参考文献	130
6	非球形の菌体をもつ細菌の運動	131
6.1	緒 言	131
6.2	解析方法	131
6.3	偏長回転楕円体の菌体の場合	132
6.3.1	抵抗係数行列	132
6.3.2	細菌の運動	133

6.4	扁平回転楕円体の菌体の場合	137
6.4.1	抵抗係数行列	137
6.4.2	細菌の運動	139
6.5	結 言	143
	第6章の参考文献	144
7	結 論	145
	謝 辞	148
	付 録	149

主 要 記 号

a	べん毛の半径
A	べん毛の抵抗係数行列
b	偏長回転楕円体の短径
\mathbf{b}	べん毛の微小要素の従法線方向単位ベクトル
B	べん毛の抵抗係数行列
c	偏長回転楕円体の長径
C	べん毛の抵抗係数行列
C_N	法線方向無次元粘性抵抗係数
C_T	接線方向無次元粘性抵抗係数
d	二重極
$d\mathbf{F}$	べん毛の微小要素に働く力のベクトル
ds	べん毛の微小要素
D	べん毛の抵抗係数行列
\mathcal{D}	菌体の抵抗係数行列
f	ストークス極
\mathbf{F}	力のベクトル
G	トラクションの係数行列
h	細菌の軌跡の螺旋半径
H	速度の係数行列
I	単位行列
K_N	法線方向粘性抵抗係数
K_T	接線方向粘性抵抗係数
L	べん毛の長さ
M	べん毛の微小要素の数、またはべん毛の初期位置を示す行列 (第5章)
\mathbf{M}	力のモーメント
n	べん毛巻数
\mathbf{n}	べん毛の微小要素の法線方向単位ベクトル
N	べん毛の回転を示す行列 (第5章)

O	静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ の原点
O_0	菌体の中心点
O_1	菌体とべん毛の接合点 (べん毛モータが位置する)
p	圧力
P	仕事率
\mathbf{r}_b	菌体中心からべん毛の付け根までのベクトル $\overrightarrow{O_0O_1}$
t	時間
\mathbf{t}	べん毛の微小要素の接線方向単位ベクトル、またはトラクション (第3章)
T	変換行列
\mathbf{u}	速度ベクトル
\mathbf{U}_0	菌体中心 O_0 の並進速度ベクトル
\mathbf{U}_1	べん毛の付け根の点 O_1 の並進速度ベクトル
U_m	菌体中心 O_0 の平均推進速度
V	べん毛の螺旋波の伝播速度 ($= \lambda\omega/2\pi$)
\mathbf{x}	位置ベクトル
\mathbf{X}	位置ベクトル
\mathbf{y}	位置ベクトル
α	べん毛螺旋の半径
β	べん毛螺旋のピッチ角
γ_1	粘性抵抗係数の比 $= K_N/K_T$
γ_2	$= \mu/K_T$
ε	菌体とべん毛の流体力学的な相互作用の大きさを示す指標
ζ	べん毛の初期の位置と方向を示す座標系、または局所座標系 (第3章)
η	効率および菌体に固定された座標系、または局所座標系 (第3章)
θ	べん毛の傾き角
κ	べん毛の回転角
λ	べん毛螺旋の波長
λ_f	べん毛螺旋一波長分のべん毛長さ
Λ	細菌の螺旋軌跡のピッチ
ξ	べん毛に固定された座標系、または局所座標系 (第3章)

ρ	細菌の二重螺旋軌跡の半径
Υ	細菌の二重螺旋軌跡のピッチ
μ	粘性係数
ω	ぺん毛モータの角速度ベクトル
Ω_0	菌体の角速度ベクトル
Ω_f	ぺん毛の角速度ベクトル
\cdot	時間微分
$—$	時間平均

1 序 論

1.1 本研究の背景と従来の研究

ミドリムシやゾウリムシあるいは動物の精子など遊泳する微生物の多くは、鞭毛や繊毛と呼ばれる細い毛状の運動器官を動かして泳ぐ。また、サルモネラ菌や大腸菌などの細菌もぺん毛*を回転させて泳ぐ。このような鞭毛や繊毛あるいはぺん毛といった運動器官の作動原理は、生物学的な観点から、非常に興味深いものであり、詳細に調べる価値がある。また、工学上も、最近のマイクロマシン開発の気運の高まりとともに、小さな生物の機構、機能などを学んで応用することが考えられており(1)~(3)、人工的な機械とは構成材料、作動原理の異なる分子機械として注目を集めている。とくに、細菌のぺん毛を動かすモータは、生物界では他に見られない回転運動をするものであり、世界最小の回転機械という側面からも活発に研究されている。

微生物の鞭毛と繊毛という言葉は、細胞数あたりの毛の数と細胞に対する毛の長さの違いから呼び分けられているもので、ミドリムシや精子などの場合は鞭毛、ゾウリムシなどの場合は繊毛と呼ばれる。両者は、微細構造的には同一のものであり、チューブリンという蛋白質が重合してできた微少管が周辺部に9本、中心部に2本あり、相互の滑りによって能動的に運動する器官である(4)~(6)。精子などの微生物の寸法は100 μm 程度であり、顕微鏡による鞭毛や繊毛の運動の観察から、鞭毛および繊毛の動きは2種類に大別されている。一種類は、船のオールのような動きであり、人間の平泳ぎのときの腕のように、微生物は鞭毛を真っ直ぐにして水をかき、戻すときには十分に曲げて戻す。Rufferら(7)は、クラミドモナスの二本の鞭毛のこのような動きを観察している。一般に、繊毛は鞭毛よりも短い、複数の繊毛が協調して同じ動きを行う。もう一種類は、鞭毛に規則的な波が伝わる動きであり、平面内の屈曲運動と、立体的な螺旋運動に分けることができる。Gray(8)は、ウニの精子の正弦波状の鞭毛が屈曲運動をするのを観察している。Rikmenspoelら(9),(10)は牛の精子の運動を録画して解析し、健康な精子では頭部が回転していることを報告している。さらに撮影された映像から、鞭毛の各部分の運動が二つの周波数成分の重ね合わせで表せるとして、鞭毛の運動が屈曲と螺旋運動の合成されたものであると推定している。Holwill(11)は、ミドリムシの運動を録画して解析し、鞭毛が螺旋状に運動していることと、その間に頭部が揺り鉢状に回転運動していることを確認している。このような微生物の運動は、複雑な三次元の動きをすることが多いため、最近でも、これらの微生物の軌跡や鞭毛の運動の計測のための方法が開発されている(12)~(15)。微生物の速度と角速度が与えら

*鞭毛とぺん毛はともに flagellum と記述されるが、後述するように全く別のものであり、本論文では、精子など真核生物のものを鞭毛、細菌など原核生物のものをぺん毛として使い分けている。

れた場合、その軌跡がどんな形になるかについて、Crenshaw⁽¹⁶⁾は、速度3成分、角速度1成分の場合について軌跡が螺旋形になることを示した。その後、この解析は、速度3成分、角速度3成分の場合に拡張され、様々な仮想的な場合についての軌跡が計算されている^{(17)~(19)}。

これまで述べた微生物と比べると細菌の寸法は2桁ほど小さく $1\mu\text{m}$ 程度、べん毛の直径は $0.01\mu\text{m}$ 程度であるために通常の顕微鏡での観察は困難であり、電子顕微鏡では生きた細菌のべん毛の動きを観察することができないので、べん毛の運動が観察されるようになったのは比較的最近のことである。サルモネラ菌など運動する周毛性細菌は、螺旋形のべん毛を数本もっている。正常型のべん毛の螺旋は左巻きであり、菌体から生えている個々のべん毛が左回転をして絡み合うと、自然に左よじりの縄のような束になる⁽²⁰⁾。また、緑膿菌などの単毛性細菌は、一本の螺旋形べん毛をもっている。このべん毛の束あるいは一本のべん毛の螺旋型の回転によって発生する推進力で細菌は運動する。螺旋型が回転する機構の説明として、微生物の鞭毛運動と同様にべん毛が螺旋状に屈曲するという説と、べん毛の形状は運動中はほぼ剛体とみなすことができ、その付け根の部分が菌体に対して回転するという説があったが、Silverman と Simon⁽²¹⁾は、サルモネラ菌がべん毛を回転させて泳ぐことを確認している。べん毛は、組成も鞭毛とは異なっており、フラジェリンという蛋白質の重合体である。また、能動的な運動をすることはできず、べん毛と菌体の接合部に位置するべん毛モータによって回転している^{(1),(22),(23)}。べん毛モータの回転速度については、Lowe ら⁽²⁴⁾が細菌の含まれる懸濁液からの散乱光を分析する散乱光フーリエ解析法を用いて、約 100rps で回転していることを観察している他、Kudo ら⁽²⁵⁾がレーザー暗視野顕微鏡を用いて、菌体を固定した状態でべん毛一本の回転速度を直接計測することに成功している。Bin ら⁽²⁶⁾は、レーザードップラー流速計の原理を応用して、べん毛の回転数や細菌の遊泳速度を計測している。また、モータのトルクを計測する試みも、Berg⁽²⁷⁾によってなされている。曲山ら⁽²⁸⁾は、Kudo らの方法を改良してべん毛の回転数と遊泳速度の同時測定をしており、モータのトルクが回転速度とともに減少するという仮説を立てている。

以上のような観察によって、生物の構造や作動原理を解明しようとする研究と並行して、その遊泳の運動メカニズムの解明のため、流体力学的な解析が行われてきている。先に述べたように、鞭毛や纖毛を用いて運動する微生物の大きさと細菌の大きさは2桁程異なるが、これらの微生物や細菌の運動にともなう流れのレイノルズ数はそれぞれ、 10^{-1} および 10^{-5} 程度と非常に小さく、流体力学的にはいずれもストークス流れとみなすことができる。

Hancock⁽²⁹⁾は、静止流体中で細長い物体が屈曲運動したときに、その物体に働く粘性抵抗力を評価しており、それに基づいて Gray と Hancock⁽³⁰⁾は、微生物の運動を解析するための抵抗力理論を構築した。これは、細長い物体が静止流体中を運動するときの粘性抵抗係数から、正弦波状の鞭毛の

粘性抵抗係数を類推し、鞭毛に働く力を評価するものである。彼らは鞭毛を屈曲させて泳ぐウニの精子⁽⁸⁾の運動にこの方法を適用し、観察結果と比較して、計算結果が観察結果とよく合うことを示している。また、Holwill⁽¹¹⁾は、ミドリムシについて Gray と Hancock の方法にしたがった解析を行い、ミドリムシが前進するのは、頭部の回転による推進力のせいではなく、鞭毛の推進力に負うところが大きいと推定している。

Gray と Hancock の方法は、鞭毛の発生する力のうち進行方向への成分のみを考え、頭部による抵抗力と鞭毛による推進力との釣り合いの方程式から微生物の推進速度を求めるものであったが、Chwang と Wu⁽³¹⁾はこれを拡張し、力とともに力のモーメントの進行方向への釣り合いを考慮して、鞭毛が螺旋運動する場合の微生物の運動を解析し、この場合に観察される頭部の回転は、力のモーメントの釣り合いを満足させるためであることを説明している。また、最も効率がよいのは、鞭毛のピッチ角が約 42° のときであることを計算している。Chwang と Wu の方法にならって、Andrietti ら⁽³²⁾は、アフリカツメガエルの精子の運動の抵抗力理論による解析を行い、自分たちの観察結果⁽³³⁾と比較している。Keller と Rubinow⁽³⁴⁾は、微生物の並進速度と回転角速度の6成分を微生物に働く力と力のモーメントの6成分に関連付け、微生物の運動を解析している。鞭毛が屈曲する場合には、微生物の軌跡は小さな変動をともなった円形になり、鞭毛が螺旋運動する場合には、微生物の軌跡は螺旋形になることが示されている。

数多くのクラミドモナスを入れた懸濁液を垂直な管の中に通すと、懸濁液が流れ降りるにつれてクラミドモナスは管の中心に集まり、まわりにはきれいな水が流れる。また、同じ懸濁液を浅い容器に入れておくと、クラミドモナスが液体の上方に集まるために密度の逆転が生じ、レイリーベナール対流に似た流れの不安定性現象を見せることがある⁽³⁵⁾。これらの現象の解明のためのモデルが Pedley ら^{(36),(37)}によって提案されており、Jones ら⁽³⁸⁾は、これらのモデルへの応用のために、抵抗力理論を用いて、二本の鞭毛を屈曲させて泳ぐクラミドモナスのせん断流中での運動の解析を行っている。

抵抗力理論に基づく解析では、微生物の頭部と鞭毛あるいは鞭毛の微小部分同士の間での流体力学的な相互作用の影響が考慮されていない。偏長回転楕円体、円柱、それらが少し湾曲した形など比較的単純な物体の粘性抵抗係数の値は、ストークス流れの解析により、Keller と Rubinow⁽³⁹⁾、Cox⁽⁴⁰⁾、Batchelor⁽⁴¹⁾などによって与えられており、Gray と Hancock⁽³⁰⁾が用いたのは、円柱の粘性抵抗係数に基づいたものであった。Lighthill^{(42)~(45)}は、鞭毛の微小部分間の相互作用を含む無限に長い螺旋形の粘性抵抗係数について考察し、鞭毛が屈曲する場合や螺旋運動する場合のいずれにも適切であると考えられる粘性抵抗係数を提案している。また、Garcia DE LA Torre ら⁽⁴⁶⁾は、細菌の菌体を球形、べん毛を小さな球の連なりと考え、これらの球同士の流体力学的な干渉を考慮したモデルを提案

している。彼らの解析結果は、抵抗力理論で得られた結果と概ね一致するが、粘性抵抗係数に菌体とべん毛の干渉の影響を考慮すべきことが示唆されている。

このような相互作用を解析的に扱うのは非常に困難であり、限界があるため、粘性抵抗係数を導くのに用いられていた細長物体理論に基づく式を数値的に取り扱う方法が考え出された。Lighthill⁽⁴³⁾が示しているように、細長い物体の運動に伴う流れは、ストークス極と二重極の分布で表すことができ、ストークス極の強さと二重極の強さは、鞭毛の断面半径によって関係づけられる。Higdon^{(47)~(49)}は、微生物の頭部が球形であると仮定して、ストークス極の鏡像を考えることにより、ストークス極の強さと微生物の速度および角速度に関する積分方程式を数値的に解いた。鞭毛が屈曲運動したり、螺旋運動して遊泳する場合の他、壁面のそばに静止して餌取り運動する場合の効率などが、鞭毛形状の関数として調べられている。遊泳の場合、最も効率のいいのは、鞭毛のピッチ角が45°、鞭毛の長さで頭部半径の比が10であるのに対して、餌取り運動の場合には、鞭毛のピッチ角が約65°、鞭毛の長さで頭部半径の比が5~10であることが示されている。また、Johnson^{(50),(51)}は、鞭毛が屈曲する場合について細長物体理論を適用し、粘性抵抗係数を調整することで、抵抗力理論によって得られる結果と、細長物体理論による結果はよく一致すると報告している。また、鞭毛に比べて頭部の小さい精子のような形状では、抵抗力理論で無視されている頭部と鞭毛の流体力学的な干渉は小さく、あまり重要でないことを示している。

より任意の形状をもった細菌の運動の解析のためには、純粋に数値的な方法を用いる必要がある。Phan-Thien ら⁽⁵²⁾は境界要素法を用いて細菌の運動速度を求めている。彼らは、回転する螺旋形のべん毛によって遊泳する細菌を対象とし、細長物体理論では解析が困難であると予想される楕円形の菌体やべん毛が太くなった場合について、細長物体理論による結果を補完する計算を行っている。さらに、Ramia ら⁽⁵³⁾は観察結果が微生物の入れてある容器の影響を受けている場合を想定して、物体境界の影響を受けたときの細菌の運動を境界要素法によって解析している。

この他、鞭毛や繊毛の運動の観察結果から、それらの運動則を同定する試みも行われている。鞭毛や繊毛の運動では、局所的な運動則だけが規定されており、全体としての運動は環境との相互作用を通じて自己組織化されているものと考えられる。村瀬⁽⁵⁴⁾は、このような観点から、鞭毛や繊毛をモデル化し、それらの運動形態を説明している。また、小林ら⁽⁵⁵⁾は、鞭毛の運動形態を工学的に再現することを目標として、人工的な多リンクモデルを提案し、定常推進速度、最大推進力などを検討している。

1.2 本研究の目的と内容のあらまし

前節で見てきたように、鞭毛による微生物の運動やべん毛による細菌の運動の流体力学的な解析は、主に抵抗力理論に基づいて行われてきている。この理由は、抵抗力理論による解析が非常に簡便であり、実際の観察結果と対比する際に用いやすいためであると考えられる。しかし、これまでの解析では、微生物の頭部を球形とし、鞭毛を非常に単純化した形状に置き換えて解析されることが多い。また、自然界には、複数の鞭毛（べん毛）をもつ微生物や細菌も存在するが、これらを対象とした解析はほとんどなされていない。

そこで、本研究では、螺旋形のべん毛の回転による細菌の運動を対象とし、まず、従来の抵抗力理論を任意の形状のべん毛形状の場合にも適用できるように拡張し、べん毛形状と細菌の運動速度および効率の関係について調べる。ついで、この解析に抵抗力理論を適用するときに問題となる菌体とべん毛あるいはべん毛微小部分同士の流体力学的な相互作用の影響を、細長物体理論に基づく数値解析および境界要素法を用いて明らかにする。また、従来の研究で扱われていない、(1) 菌体がべん毛の螺旋運動の軸に対して非対称の場合、(2) べん毛が複数の場合、(3) 菌体が球形でない場合の細菌の運動および軌跡の挙動を抵抗力理論によって解明する。

細菌は直線的に進んでは停止し、これまでとは違った方向に直線的に進むことを繰り返してジグザグに運動する。図1.1は、細菌の移動軌跡の模式的に表したものであり、直線的に運動する状態はラン、停止して方向転換する状態はタンブルと呼ばれている。Macnab と Ornston⁽⁵⁶⁾は、複数のべん毛をもつサルモネラ菌について、各々の状態における細菌の様子を詳細に観察した。ラン状態のとき、べん毛モータはほぼ一定の回転数で菌体から見て時計まわりに回転しており、左巻きの螺旋型べん毛の束は、形を変えずに回転している。一方、タンブル状態のときには、モータが逆回転し、べん毛は左巻きから右巻きの螺旋形へと短い時間の間に変形して、その束がほどける。この状態では細菌の運動の方向は定まらず、細菌はその場で回転する。その後、べん毛モータは再び時計まわりに回転し、べん毛は元の形に戻って束となり⁽²⁰⁾、細菌は別の方向に直線的に運動する。一本のべん毛をもつ細菌については、タンブル状態のとき、細菌が少し後戻りして方向が変わることを Gluch ら⁽⁵⁷⁾が観察している。べん毛を直接観察することはできず、その形状の急激な変化が生じていることは確認されていないが、複数のべん毛がある場合と同様の現象が起きているものと推定される。本研究では、細菌が直線状に運動するときの解析を行う。

なお、微生物の鞭毛の螺旋運動と細菌のべん毛の運動とを比べてみると、鞭毛はそれ自身の軸のまわりに回転しないのに対して、べん毛は回転するという差異がある。しかし、べん毛自身の回転に

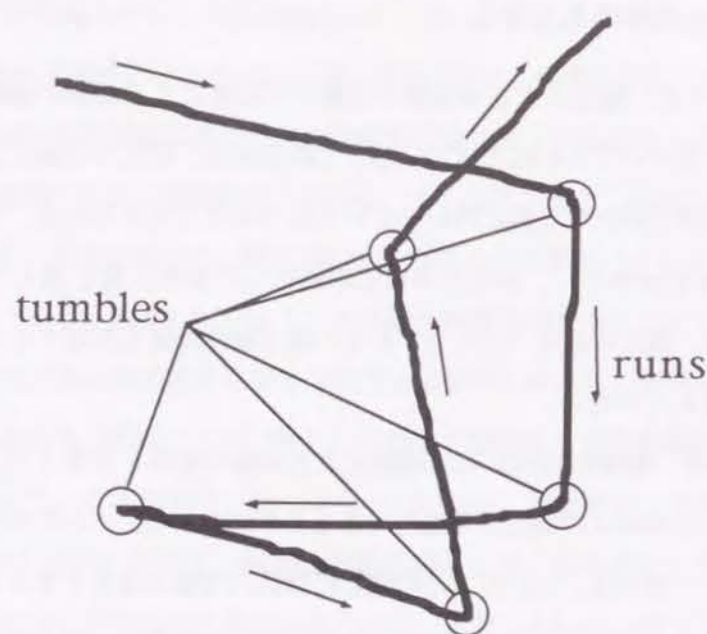


図 1.1: Macnab と Ornston⁽⁵⁶⁾、Gluch ら⁽⁵⁷⁾などの観察結果に基づいて描いた細菌の移動軌跡の模式図

よって発生する力のモーメントは極めて小さいため、力学的にはほとんど同一に扱うことができると考えられ⁽⁵⁸⁾、本研究で得られる成果は微生物の運動にも応用できる。

本論文は以下のように構成されている。

第2章では、任意のべん毛形状を取り扱うことのできる抵抗力理論を定式化し、べん毛形状と細菌の推進速度、回転角速度および効率の関係を解析する。

第3章では、細長物体理論に基づいた Higdon^{(47)~(49)}のモデルによる数値解析および境界要素法による数値解析を行って細菌の運動を解析し、両者の解析結果の比較を行う。

第4章では、抵抗力理論で考慮されていない菌体とべん毛あるいはべん毛の微小部分同士の相互作用の影響を、第3章で用いた数値解析法を適用して調べる。また、これらの影響を含めた粘性抵抗係数を求める。

第5章では、第2章で導いた抵抗力理論を拡張し、菌体がべん毛モータの回転軸に対して非対称な場合、複数のべん毛がある場合などの細菌の運動とその軌跡を調べる。

第6章では、菌体が球形でない場合に、数値解析を併用した抵抗力理論による解析法を示し、細菌運動に及ぼす菌体形状の影響について調べる。

第7章は、結論である。

第1章の参考文献

- (1) 東京大学マイクロマシン研究共同体, 超技術マイクロマシン, (1993), NTT 出版.
- (2) 藤田, マイクロマシンの世界, (1992), 工業調査会.
- (3) 福澤, 柳沢, 桑野, 次世代センサ協議会技術委員会マイクロ理工学研究会・マイクロマシーニング研究会合同研究会, (1995), 17.
- (4) 日本物理学会, 生体科学の基礎 4 生体運動, (1982), 学会出版センター.
- (5) 新免, 細胞の運動, (1992), 裳華房.
- (6) 日本機械学会, 生物と機械, (1992), 共立出版.
- (7) Ruffer, U. and Nultsch, W., *Cell Motility*, **5** (1985), 251.
- (8) Gray, J., *J. Exp. Biol.*, **32** (1955), 775.
- (9) Rikmenspoel, R., Van Herpen, G. and Eijkhout, P., *Phys. Med. and Biol.*, **5** (1960), 167.
- (10) Rikmenspoel, R., *Biophys. J.*, **5** (1965), 365.
- (11) Holwill, M. E. J., *J. Exp. Biol.*, **44** (1966), 579.
- (12) Russell, O. D. and David, F. K., *SPIE High Speed Photography, Videography, and Photonics V*, **832**(1987), 14.
- (13) Schoevaert, D., Marano, F., Serres, C. and Berrebah, H., *Biorheology*, **27** (1990), 567.
- (14) Baba, S. A., Inomata, S., Ooya, M., Mogami, Y. and Izumi-Kurotani, A., *Rev. Sci. Instrum.*, **62** 2 (1991), 540.
- (15) Tomie, T., Shimizu, H., Majima, T., Yamada, M., Kanayama, T., Kondo, H., Yano, M. and Ono, M., *Science*, **252** (1991), 691.
- (16) Crenshaw, H. C., *Biophys. J.*, **56** (1989), 1029.
- (17) Crenshaw, H. C., *Bull. Math. Biol.*, **55** 1 (1993), 197.
- (18) Crenshaw, H. C. and Edelstein-Keshet, L., *Bull. Math. Biol.*, **55** 1 (1993), 213.
- (19) Crenshaw, H. C., *Bull. Math. Biol.*, **55** 1 (1993), 231.
- (20) Macnab, R. M., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **74** 1 (1977), 221.
- (21) Silverman, M. and Simon, M., *Nature*, **249** (1974), 73.
- (22) 飯野, 回転する生命, (1977), 中央公論.
- (23) 相沢, 原子が生命に転じるとき, (1993), 光文社.
- (24) Lowe, G., Meister, M. and Berg, H. C., *Nature*, **325** 12 (1987), 637.

- (25) Kudo, S., Magariyama, Y. and Aizawa, S., *Nature*, **346** 16 (1990), 677.
- (26) Bin, Z., Charles, M. P. and Charles, S. I., *Optical Eng.*, **32** 11 (1993), 2966.
- (27) Berg, H. C., *Biophysical J.*, **68** (1995), 163.
- (28) 曲山、杉山、工藤, 日本機械学会第72期全国大会講演資料集(VI), (1994), 3.
- (29) Hancock G. J., *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **A217** (1953), 96.
- (30) Gray, J. and Hancock, G. J., *J. Exp. Biol.*, **32** (1955), 802.
- (31) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **B178** (1971), 327.
- (32) Andrietti, F. and Bernardini, G., *Biophys. J.*, **67** (1994), 1767.
- (33) Bernardini, G., Andrietti, F., Camatini, M. and Cosson, M-P., *Gamete Res.*, **20** (1988), 165.
- (34) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *Biophys. J.*, **16** (1976), 151.
- (35) Alexander, R. M., (東訳), 生物と運動, (1992), 日経サイエンス.
- (36) Pedley, T. J., Hill, N. A. and Kessler, J. O., *J. Fluid Mech.*, **195** (1988), 223.
- (37) Pedley, T. J. and Kessler, J. O., *J. Fluid Mech.*, **212** (1990), 155.
- (38) Jones, M. S., Le Baron, L. and Pedley, T. J., *J. Fluid Mech.*, **281** (1994), 137.
- (39) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *J. Fluid Mech.*, **75** 4 (1976), 705.
- (40) Cox, R. G., *J. Fluid Mech.*, **44** 4 (1970), 791.
- (41) Batchelor, G. K., *J. Fluid Mech.*, **44** 3 (1970), 419.
- (42) Lighthill, J., *Mathematical Biofluidynamics*. SIAM, (1975), Philadelphia.
- (43) Lighthill, J., *SIAM Review*, **18** 2 (1976), 161.
- (44) Lighthill, J., *Contemporary Mathematics*, **141** (1993), 1.
- (45) Lighthill, J., *J. Eng. Math.*, **30** (1996), 25.
- (46) Garcia DE LA Torre, J. and Bloomfield, V. A., *Biophys. J.*, **20** (1977), 49.
- (47) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **90** 4 (1979), 685.
- (48) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **94** 2 (1979), 305.
- (49) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **94** 2 (1979), 331.
- (50) Johnson, R. E. and Brokaw, C. J., *Biophys. J.*, **25** (1979), 113.
- (51) Johnson, R. E., Ph.D. dissertation, (1977), California Institute of Technology.
- (52) Phan-Thien, N., Tran-Cong, T. and Ramia, M., *J. Fluid Mech.*, **184** (1987), 533.
- (53) Ramia, M., Tullock, D. L. and Phan-Thien, N., *Biophys. J.*, **65** (1993), 755.
- (54) 村瀬, 日本物理学会誌, **48** 12 (1993), 949.

- (55) 小林、菅波、池谷, 日本機械学会論文集, **C58** 548 (1992), 81.
- (56) Macnab, R. M. and Ornston, M. K., *J. Mol. Biol.*, **112** (1977), 1.
- (57) Gluch, M. F., Typke, D. and Baumeister, W., *J. Bacteriol.*, **177** 19 (1995), 5473.
- (58) Brennen, C. and Winet, H., *Ann. Rev. Fluid Mech.*, **9** (1977), 339.

2 抵抗力理論による単毛性細菌の運動の解析

2.1 緒 言

本章では、細菌を球形の菌体と螺旋形状の一本のべん毛からなるものとモデル化し、細菌が直線的な運動をしているときのべん毛形状と細菌の推進速度、回転角速度や軌跡の関係を抵抗力理論によって調べる。

抵抗力理論による微生物運動の解析は、静止流体中を運動する球や細長回転楕円体に作用する力と速度の間の比例定数である粘性抵抗係数を利用して、菌体やべん毛に働く流体力を評価するものである。Gray と Hancock⁽¹⁾は、ウニの精子の運動⁽²⁾の説明のため、進行方向への力の釣り合いを考慮して、最初に抵抗力理論を適用した。抵抗力理論は、その後、Chwang と Wu⁽³⁾による力のモーメントも考慮した場合、Keller と Rubinow⁽⁴⁾による進行方向以外の成分も考慮した場合へと発展してきている。

抵抗力理論によるこれまでの研究では、べん毛の形状が完全な螺旋形であると仮定しており、べん毛に働く力や力のモーメントと形状の関係を解析的に求めることができる場合が扱われている。本研究では、べん毛に働く力と力のモーメントを数値的に扱い、任意の空間曲線に沿ったべん毛形状を取り扱うことができるような抵抗力理論の定式化を行い、細菌の運動を解析する。

2.2 抵抗力理論による定式化

2.2.1 問題の設定と座標の定義

図 2.1 に示すように、半径 r_b の球形の菌体にべん毛が一本ついた細菌のモデルを考える。菌体とべん毛はそれぞれ剛体であるものとする。べん毛と菌体の接合点 O_1 には、べん毛モータがあり、べん毛は菌体に対して角速度ベクトル ω で回転する。ただし、べん毛モータの回転軸は菌体の半径方向を向いており、 ω の方向は、菌体中心 O_0 と O_1 を結んだ直線上にあるとする。菌体中心 O_0 は、静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ に対し、位置ベクトル \mathbf{R} によって表される。点 O_0 を原点とするべん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ を考え、点 O_0 の並進速度ベクトルを \mathbf{U}_0 、この座標系の回転角速度ベクトルを Ω_f とする。

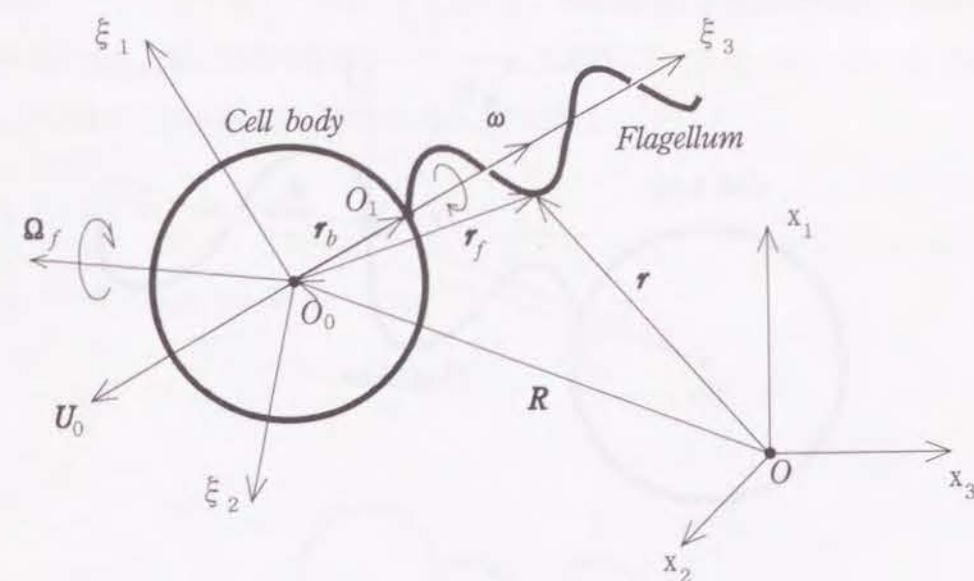


図 2.1: 座標系の定義

2.2.2 べん毛の速度と力の関係

座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ の基底ベクトル (単位ベクトル) を、 $\mathbf{e}_1, \mathbf{e}_2, \mathbf{e}_3$ とすると、 (ξ_1, ξ_2, ξ_3) にあるべん毛の微小部分の位置ベクトル \mathbf{r}_f は、次のように表される。

$$\mathbf{r}_f(s, t) = \xi_1(s)\mathbf{e}_1(t) + \xi_2(s)\mathbf{e}_2(t) + \xi_3(s)\mathbf{e}_3(t) \quad (2.1)$$

ここで、 s はべん毛に沿って測った距離、 t は時間を示す。

座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ は座標系 $O - x_1x_2x_3$ に対して角速度ベクトル Ω_f で回転するので、座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ の基底ベクトルは次の関係を満たす。

$$\dot{\mathbf{e}}_i = \Omega_f \times \mathbf{e}_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.2)$$

ここで、ドット ($\dot{}$) は時間 t に関する微分を表す。

式 (2.1) を時間で微分して、式 (2.2) を代入すると、次式を得る。

$$\begin{aligned} \dot{\mathbf{r}}_f(s, t) &= \xi_1(s)\dot{\mathbf{e}}_1(t) + \xi_2(s)\dot{\mathbf{e}}_2(t) + \xi_3(s)\dot{\mathbf{e}}_3(t) \\ &= \Omega_f \times \mathbf{r}_f \end{aligned} \quad (2.3)$$

これを用いれば、位置ベクトル \mathbf{r}_f 、すなわち静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ における位置ベクトル $\mathbf{r} (= \mathbf{R} + \mathbf{r}_f)$ で示されるべん毛の微小要素における速度ベクトル \mathbf{u} は次のようになる。

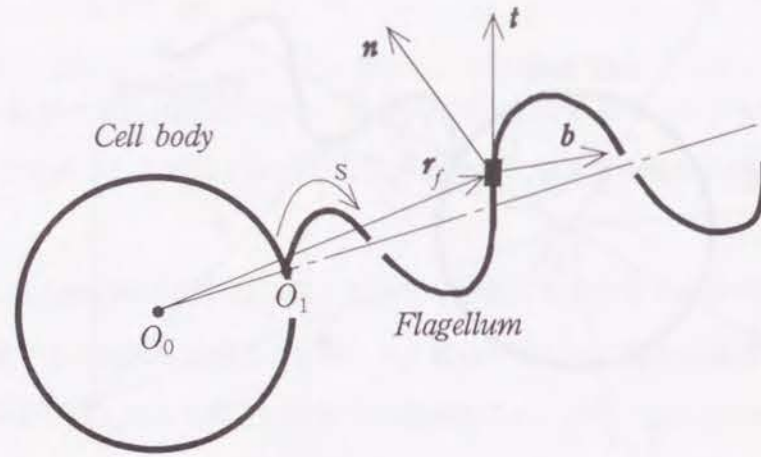


図 2.2: べん毛の微小要素の方向ベクトル

$$\mathbf{u} = \dot{\mathbf{r}} = \dot{\mathbf{R}} + \dot{\mathbf{r}}_f = \mathbf{U}_0 + \boldsymbol{\Omega}_f \times \mathbf{r}_f \quad (2.4)$$

したがって、べん毛の微小要素の速度ベクトル \mathbf{u} の接線方向成分 u_t 、主法線方向成分 u_n 、従法線方向成分 u_b は、この微小要素の接線単位ベクトル \mathbf{t} 、主法線単位ベクトル \mathbf{n} および従法線単位ベクトル \mathbf{b} を用いて、それぞれ次式で与えられる。

$$u_t = \mathbf{u} \cdot \mathbf{t} = \sum_{j=1}^3 t_j U_{0j} + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_{fj} \quad (2.5)$$

$$u_n = \mathbf{u} \cdot \mathbf{n} = \sum_{j=1}^3 n_j U_{0j} + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_{fj} \quad (2.6)$$

$$u_b = \mathbf{u} \cdot \mathbf{b} = \sum_{j=1}^3 b_j U_{0j} + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_{fj} \quad (2.7)$$

ここで、 $\mathbf{t}, \mathbf{n}, \mathbf{b}$ は、図 2.2 に示すように、

$$\mathbf{t} = \frac{\partial \mathbf{r}_f}{\partial s} = t_1 \mathbf{e}_1 + t_2 \mathbf{e}_2 + t_3 \mathbf{e}_3 \quad (2.8)$$

$$\mathbf{n} = \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial s} \bigg/ \left| \frac{\partial \mathbf{t}}{\partial s} \right| = n_1 \mathbf{e}_1 + n_2 \mathbf{e}_2 + n_3 \mathbf{e}_3 \quad (2.9)$$

$$\mathbf{b} = \mathbf{t} \times \mathbf{n} = b_1 \mathbf{e}_1 + b_2 \mathbf{e}_2 + b_3 \mathbf{e}_3 \quad (2.10)$$

と定義され、下添字の 4,5 はそれぞれ 1,2 に置き換えられるものとする。

抵抗力理論では、図 2.3 に示すように、べん毛の要素に働く流体力と速度が、接線方向と法線方向のそれぞれについて比例するという仮定をしている。接線方向粘性抵抗係数 K_T 、法線方向粘性抵抗係数 K_N を用いると、静止流体中を速度ベクトル \mathbf{u} で運動するべん毛の微小長さ ds の要素に作用する力 $d\mathbf{F}_f$ の接線および法線方向成分は次式ようになる。

$$dF_T = -K_T u_t t ds \quad (2.11)$$

$$dF_N = -K_N (u_n \mathbf{n} + u_b \mathbf{b}) ds \quad (2.12)$$

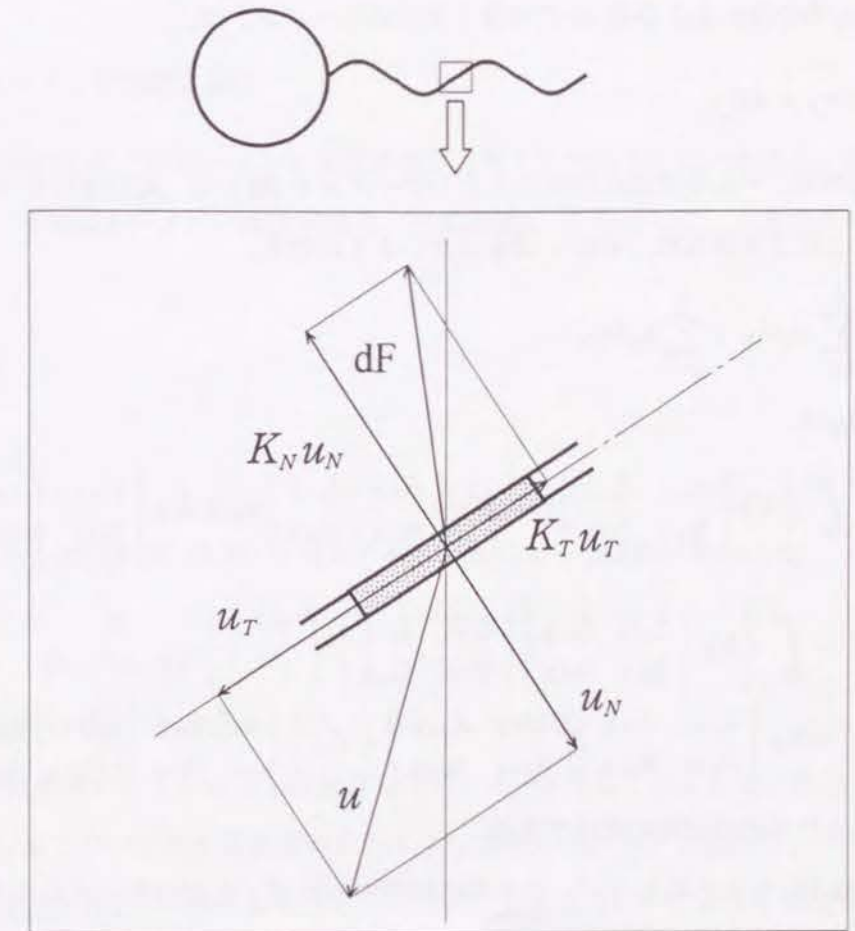


図 2.3: べん毛の微小要素の速度と力の関係

べん毛の微小長さ要素 ds に作用する力 $d\mathbf{F}_f$ は、

$$d\mathbf{F}_f = d\mathbf{F}_T + d\mathbf{F}_N \quad (2.13)$$

と与えられるので、べん毛全体に作用する力 F_f は、式(2.13)をべん毛全長 L にわたって積分することにより得られ、その i 成分は次のようになる。

$$F_{fi} = \sum_{j=1}^3 a_{ij} U_{0j} + \sum_{j=1}^3 b_{ij} \Omega_{fj} \quad (2.14)$$

ここで、 a_{ij}, b_{ij} は、

$$a_{ij} = - \int_0^L (K_T t_i t_j + K_N n_i n_j + K_N b_i b_j) ds \quad (2.15)$$

$$b_{ij} = - \int_0^L \left\{ K_T t_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} + K_N n_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} + K_N b_i \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \right\} ds \quad (2.16)$$

と定義される3行3列の行列の成分である。

また、べん毛の微小長さ要素 ds に作用する力のモーメントは、

$$dM_f = r_f \times dF_f \quad (2.17)$$

と与えられるので、べん毛全体に作用する力のモーメント M_f は、式(2.17)をべん毛全長にわたって積分することにより得られ、その i 成分は次のようになる。

$$M_{fi} = \sum_{j=1}^3 c_{ij} U_{0j} + \sum_{j=1}^3 d_{ij} \Omega_{fj} \quad (2.18)$$

ここで、 c_{ij}, d_{ij} は、

$$c_{ij} = - \int_0^L \left\{ K_T \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ t_{i+1} & t_{i+2} \end{vmatrix} t_j + K_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ n_{i+1} & n_{i+2} \end{vmatrix} n_j + K_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ b_{i+1} & b_{i+2} \end{vmatrix} b_j \right\} ds \quad (2.19)$$

$$d_{ij} = - \int_0^L \left\{ K_T \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ t_{i+1} & t_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} + K_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ n_{i+1} & n_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ n_{j+1} & n_{j+2} \end{vmatrix} + K_N \begin{vmatrix} \xi_{i+1} & \xi_{i+2} \\ b_{i+1} & b_{i+2} \end{vmatrix} \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ b_{j+1} & b_{j+2} \end{vmatrix} \right\} ds \quad (2.20)$$

と定義される3行3列の行列の成分である。

式(2.14),(2.18)をまとめるとべん毛全体に作用する力 F_f と力のモーメント M_f は次のように表される。

$$F_f = AU_0 + B\Omega_f \quad (2.21)$$

$$M_f = CU_0 + D\Omega_f \quad (2.22)$$

ここで、 A, B, C, D は、それぞれ、 $a_{ij}, b_{ij}, c_{ij}, d_{ij}$ を成分とする3行3列の抵抗係数行列である。

2.2.3 菌体の速度と力の関係

半径 r_b の球形の菌体が粘性係数 μ の流体中を速度 U_0 で進む時に菌体に働く力 F_b は、Stokesの抵抗則として知られ、

$$F_b = -6\pi\mu r_b U_0 \quad (2.23)$$

と表される⁽⁵⁾。また、球形の菌体が静止流体中で角速度 Ω_0 で回転する時に菌体に働く力のモーメントは、

$$M_b = -8\pi\mu r_b^3 \Omega_0 \quad (2.24)$$

と与えられる⁽⁵⁾。

2.2.4 力と力のモーメントの釣り合い

細菌は、外部からの力や力のモーメントを受けることなく自己推進しているため、細菌全体が流体から受ける力および力のモーメントは0である(付録参照)。したがって、力と力のモーメントの釣り合い

$$F_f + F_b = 0 \quad (2.25)$$

$$M_f + M_b = 0 \quad (2.26)$$

が成立し、式(2.21),(2.22),(2.23),(2.24)を代入すると、次のような関係が得られる。

$$\begin{bmatrix} A - 6\pi\mu r_b I & B \\ C & D - 8\pi\mu r_b^3 I \end{bmatrix} \begin{bmatrix} U_0 \\ \Omega_f \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ -8\pi\mu r_b^3 \omega \end{bmatrix} \quad (2.27)$$

ここで、 I は3行3列の単位行列であり、 $\Omega_f = \Omega_0 + \omega$ である。

べん毛モータの角速度ベクトル $\omega = \omega e_3$ を独立なパラメータとして与えると、式(2.27)から菌体の速度ベクトル U_0 およびべん毛の角速度ベクトル Ω_f が求められる。すなわち、べん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ では、一定の ω に対し、時間的に変化しない一定の U_0 および Ω_f が得られる。したがって、菌体の角速度ベクトル $\Omega_0 (= \Omega_f - \omega)$ も、座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ においては、時間によらず一定の値になる。

2.3 細菌の運動

本節では、静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ における、べん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ の運動を調べる。

2.3.1 べん毛の回転角速度ベクトル

前節で調べたように、べん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ において、べん毛モータの角速度ベクトル ω を与えたときに、時間的に変化しない菌体の速度ベクトル U_0 および角速度ベクトル Ω_0 が得られ、これらは、べん毛の角速度ベクトル Ω_f のまわりを回転する。したがって、式 (2.2) と同じように、

$$\dot{\omega} = \Omega_f \times \omega \quad (2.28)$$

$$\dot{\Omega}_0 = \Omega_f \times \Omega_0 \quad (2.29)$$

が成り立つ。 $\Omega_f = \Omega_0 + \omega$ なので、式 (2.28) と式 (2.29) の両辺の和をとると、

$$\dot{\Omega}_f = \Omega_f \times \Omega_f = 0 \quad (2.30)$$

となり、べん毛の回転角速度ベクトル Ω_f は、静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ においても、時間によらず一定となることがわかる。

2.3.2 べん毛に固定された座標系の運動方程式

式 (2.2) において $i = 1$ の場合を考え、成分表示すると、次のようになる。

$$\frac{d}{dt} \begin{bmatrix} e_{11} \\ e_{12} \\ e_{13} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \Omega_{f2} e_{13} - \Omega_{f3} e_{12} \\ \Omega_{f3} e_{11} - \Omega_{f1} e_{13} \\ \Omega_{f1} e_{12} - \Omega_{f2} e_{11} \end{bmatrix} \quad (2.31)$$

べん毛の回転角速度ベクトル Ω_f は時間によらないので、式 (2.31) の両辺を時間微分して、

$$\begin{aligned} \frac{d^2 e_{11}}{dt^2} &= \Omega_{f2} \frac{de_{13}}{dt} - \Omega_{f3} \frac{de_{12}}{dt} \\ &= -(\Omega_{f2}^2 + \Omega_{f3}^2) e_{11} + \Omega_{f1} \Omega_{f2} e_{12} + \Omega_{f1} \Omega_{f3} e_{13} \\ &= -|\Omega_f|^2 e_{11} + \Omega_{f1} (\Omega_f \cdot e_1) \\ &= -|\Omega_f|^2 e_{11} + \Omega_{f1}^2 \end{aligned} \quad (2.32)$$

$$\frac{d^2 e_{12}}{dt^2} = -|\Omega_f|^2 e_{12} + \Omega_{f1} \Omega_{f2} \quad (2.33)$$

$$\frac{d^2 e_{13}}{dt^2} = -|\Omega_f|^2 e_{13} + \Omega_{f1} \Omega_{f3} \quad (2.34)$$

となる。 $i = 2, 3$ の場合にも同様にして、次のように座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ の基底ベクトル e_i の運動を表す 2 階の常微分方程式が得られる。

$$\frac{d^2 e_i}{dt^2} + |\Omega_f|^2 e_i - \Omega_f \Omega_{fi} = 0, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.35)$$

2.3.3 細菌の速度ベクトルの運動

式 (2.35) の特性根は、 $\pm i|\Omega_f|, 0$ であることから、一般解は次式のように表される。

$$e_i(t) = a_i \cos |\Omega_f|t + b_i \sin |\Omega_f|t + c_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.36)$$

ここで、 a_i, b_i, c_i は時間によらない係数ベクトルである。

式 (2.36) から、

$$\begin{aligned} |e_i|^2 &= \frac{1}{2} (|a_i|^2 + |b_i|^2) + |c_i|^2 \\ &\quad + \frac{1}{2} (|a_i|^2 - |b_i|^2) \cos 2|\Omega_f|t + a_i \cdot b_i \sin 2|\Omega_f|t \\ &\quad + 2a_i \cdot c_i \cos |\Omega_f|t + 2b_i \cdot c_i \sin |\Omega_f|t, \quad i = 1, 2, 3 \end{aligned} \quad (2.37)$$

である。式 (2.37) において、ベクトル e_i の大きさがどの時刻においても 1 であることから、

$$\frac{1}{2} (|a_i|^2 + |b_i|^2) + |c_i|^2 = 1, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.38)$$

$$|a_i| = |b_i|, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.39)$$

$$a_i \cdot b_i = a_i \cdot c_i = b_i \cdot c_i = 0, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.40)$$

となるので、ベクトル a_i, b_i, c_i はそれぞれ直交し、 a_i と b_i の大きさは等しくなることがわかる。

また、式 (2.36) を式 (2.35) に代入することにより、

$$c_i = \frac{\Omega_{fi}}{|\Omega_f|^2} \Omega_f, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.41)$$

が得られる。すなわち、ベクトル c_i は、べん毛の回転角速度ベクトル Ω_f と平行になる。

仮に、時刻 $t = 0$ においてべん毛に固定されている座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ が静止座標系 $O - x_1x_2x_3$ に一致するとする。すなわち、 $t = 0$ において、

$$e_i(t=0) = e'_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.42)$$

であるとする。ここで、 e'_1, e'_2, e'_3 は静止座標系 $O-x_1x_2x_3$ の基底ベクトルを示す。すると、式 (2.36) の係数ベクトルは式 (2.39), (2.40), (2.41) の関係を用いて、次式のように表される。

$$a_i = e'_i - \frac{\Omega_{fi}}{|\Omega_f|^2} \Omega_f, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.43)$$

$$b_i = \Omega_f \times \frac{1}{|\Omega_f|} e'_i, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.44)$$

$$c_i = \frac{\Omega_{fi}}{|\Omega_f|^2} \Omega_f, \quad i = 1, 2, 3 \quad (2.45)$$

この時、静止座標系 $O-x_1x_2x_3$ における菌体の速度ベクトルは次式で与えられる。

$$\begin{aligned} U_0(t) &= U_{01}e_1(t) + U_{02}e_2(t) + U_{03}e_3(t) \\ &= (U_{01}a_1 + U_{02}a_2 + U_{03}a_3) \cos |\Omega_f|t + (U_{01}b_1 + U_{02}b_2 + U_{03}b_3) \sin |\Omega_f|t \\ &\quad + (U_{01}c_1 + U_{02}c_2 + U_{03}c_3) \\ &= \left(U_0 - \frac{U_0 \cdot \Omega_f}{|\Omega_f|^2} \Omega_f \right) \cos |\Omega_f|t + \frac{\Omega_f \times U_0}{|\Omega_f|} \sin |\Omega_f|t + \frac{U_0 \cdot \Omega_f}{|\Omega_f|^2} \Omega_f \end{aligned} \quad (2.46)$$

ここで、 $\cos |\Omega_f|t$ および $\sin |\Omega_f|t$ の係数ベクトルである $U_0 - (U_0 \cdot \Omega_f) \Omega_f / |\Omega_f|^2$ と $\Omega_f \times U_0 / |\Omega_f|$ は直交し、それぞれの絶対値は等しい。また、 $(U_0 \cdot \Omega_f) \Omega_f / |\Omega_f|^2$ は、それらに直交する。したがって、図 2.4 に示されるように、べん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1\xi_2\xi_3$ の基底ベクトルおよび菌体中心 O_0 の速度ベクトル U_0 はべん毛の角速度ベクトル Ω_f のまわりを角速度 $|\Omega_f|$ で回転する。

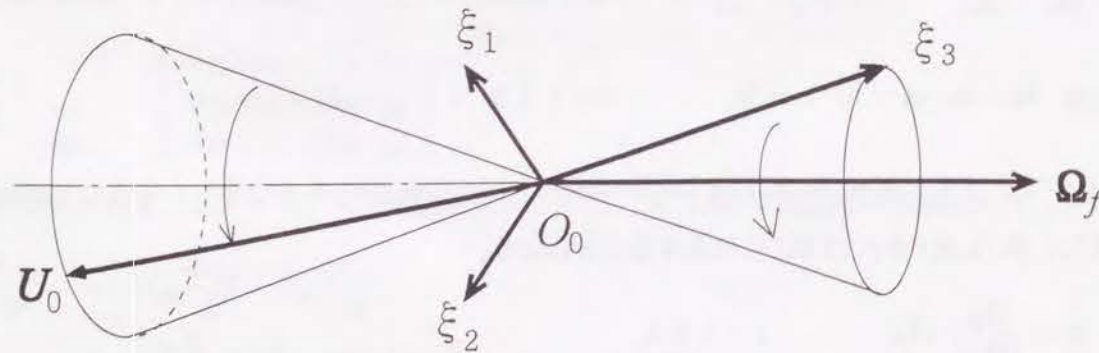


図 2.4: べん毛に固定された座標系の運動

2.3.4 細菌の軌跡

菌体の中心 O_0 の位置ベクトル R は式 (2.46) を時間積分することによって、次のように得られる。

$$R(t) = \left(U_0 - \frac{U_0 \cdot \Omega_f}{|\Omega_f|^2} \Omega_f \right) \frac{1}{|\Omega_f|} \sin |\Omega_f|t - \frac{\Omega_f \times U_0}{|\Omega_f|^2} \cos |\Omega_f|t + \frac{U_0 \cdot \Omega_f}{|\Omega_f|^2} \Omega_f t \quad (2.47)$$

なお、 $\sin |\Omega_f|t$ および $\cos |\Omega_f|t$ の係数ベクトルは、互いに直交し、それぞれの絶対値は相等しく、これらの係数ベクトルと第 3 項の $(U_0 \cdot \Omega_f) \Omega_f / |\Omega_f|^2$ は互いに直交する。また、べん毛の角速度ベクトル Ω_f は一定なので、べん毛モータの回転軸が球形菌体の半径方向を向いている場合には、べん毛の形によらず、細菌の軌跡は螺旋形になることがわかる。

菌体の中心 O_0 の描く螺旋の半径は、式 (2.47) の $\sin |\Omega_f|t$ および $\cos |\Omega_f|t$ の係数ベクトルの絶対値であり、

$$h = \frac{|\Omega_f \times U_0|}{|\Omega_f|^2} \quad (2.48)$$

となる。また、速度の螺旋軌跡の中心軸方向成分で表される推進速度は、

$$U_m = \frac{(U_0 \cdot \Omega_f)}{|\Omega_f|} \quad (2.49)$$

となる。菌体の中心の描く螺旋の波長は、次のように表される。

$$\Lambda = 2\pi \frac{(U_0 \cdot \Omega_f)}{|\Omega_f|^2} = 2\pi \frac{U_m}{|\Omega_f|} \quad (2.50)$$

Keller と Rubinow⁽⁴⁾ は、螺旋軌跡の中心軸方向への角速度に比べてそれ以外の方向への角速度が小さいという仮定のもとに、式 (2.48) ~ (2.50) を示しているが、本研究で示したようにこれらの式は一般の場合にも成立する。

2.4 べん毛モータの仕事率と効率

べん毛の微小長さ要素に作用する力 dF_f によってなされる仕事の仕事率 dP_f は、微小要素の速度ベクトル u を用いて、

$$dP_f = u \cdot dF_f \quad (2.51)$$

と表される。したがって、べん毛全体に作用する力の仕事率 P_f は、

$$P_f = \int_{fla} u \cdot dF_f \quad (2.52)$$

となる。

同様に、菌体に作用する力によってなされる仕事の仕事率 P_b は、

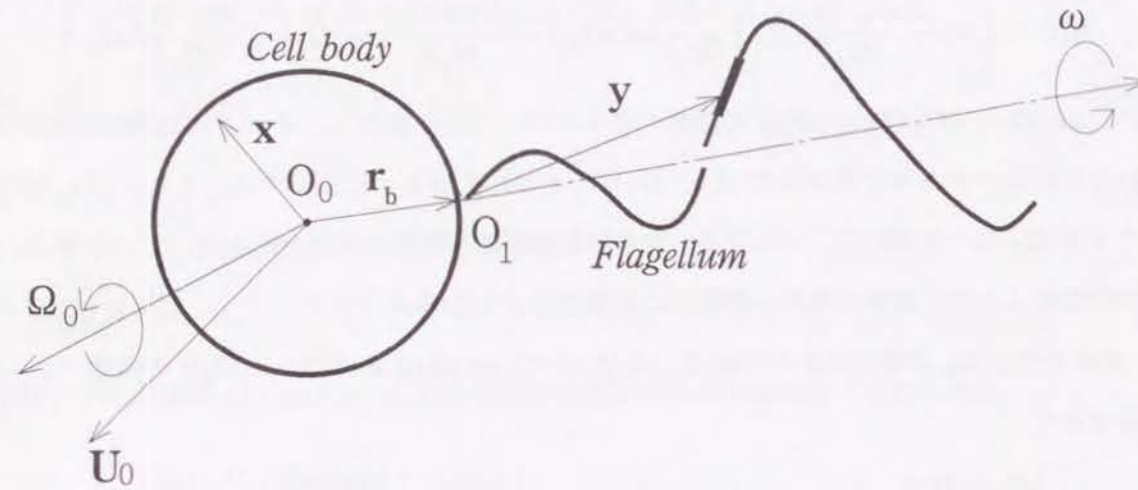


図 2.5: 細菌表面の位置ベクトル

$$P_b = \int_{body} \mathbf{u} \cdot d\mathbf{F}_b \quad (2.53)$$

となる。ただし、 \mathbf{u} , $d\mathbf{F}_b$ はそれぞれ、菌体表面の微小面積要素の速度とそこに作用する力である。

べん毛上および菌体上における速度ベクトルは、式 (2.4) と同様に、菌体中心の並進速度ベクトル \mathbf{U}_0 と菌体の回転角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}_0$ 、べん毛モータの回転角速度ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を用いて、

$$\mathbf{u} = \begin{cases} \mathbf{U}_0 + \boldsymbol{\Omega}_0 \times \mathbf{x} & (\text{菌体上}) \\ \mathbf{U}_0 + \boldsymbol{\Omega}_0 \times \mathbf{x} + \boldsymbol{\omega} \times \mathbf{y} & (\text{べん毛上}) \end{cases} \quad (2.54)$$

となる。ただし、図 2.5 に示すように、 \mathbf{x} は菌体中心点 O_0 を原点とする位置ベクトルであり、 \mathbf{y} はべん毛モータのあるべん毛と菌体の接合点 O_1 を原点とする位置ベクトルである。式 (2.54) を、式 (2.52), (2.53) に代入すると、細菌全体での仕事率 P は、

$$\begin{aligned} P &= P_b + P_f \\ &= \int_{body} (\mathbf{U}_0 + \boldsymbol{\Omega}_0 \times \mathbf{x}) \cdot d\mathbf{F}_b + \int_{fla} \{\mathbf{U}_0 + \boldsymbol{\Omega}_0 \times \mathbf{x} + \boldsymbol{\omega} \times \mathbf{y}\} \cdot d\mathbf{F}_f \\ &= \mathbf{U}_0 \cdot (\mathbf{F}_b + \mathbf{F}_f) + \boldsymbol{\Omega}_0 \cdot (\mathbf{M}_b + \mathbf{M}_f) + \boldsymbol{\omega} \cdot \int_{fla} \mathbf{y} \times d\mathbf{F}_f \end{aligned} \quad (2.55)$$

となる。右辺第 1 項と第 2 項は、式 (2.25), (2.26) から常に 0 となるので、べん毛モータのなす仕事率が細菌の運動によって流体になされる仕事になることがわかる。また、ここで仮定しているように、

べん毛モータの回転軸が菌体中心を通るときには、右辺第 3 項のベクトル \mathbf{y} をベクトル \mathbf{x} に置き換えることができ、

$$P = \boldsymbol{\omega} \cdot \mathbf{M}_f \quad (2.56)$$

となる。

効率 η については、半径 r_b の球形の菌体が静止流体中を速度 U_m で並進運動するときに必要な仕事率に対するべん毛モータの仕事率の比として

$$\eta = \frac{6\pi\mu r_b U_m^2}{P} \quad (2.57)$$

と定義する。

2.5 ペン毛の粘性抵抗係数

前節までに導いた式により、細菌の運動を計算する場合、粘性抵抗係数 K_T, K_N の値を与える必要がある。抵抗力理論では、ストークス流れの細長物体理論から得られた粘性抵抗係数が用いられる。

図 2.6 に示すような、短径 a 、長径 b の太さに比べて十分に長い回転楕円体が静止流体中を運動する時に受ける力は、細長物体理論から求められ^{(6)~(8)}、接線および法線方向の粘性抵抗係数は、

$$K_T = \frac{2\pi\mu}{\ln(2b/a) - 0.5} \quad (2.58)$$

$$K_N = \frac{4\pi\mu}{\ln(2b/a) + 0.5} \quad (2.59)$$

となる。

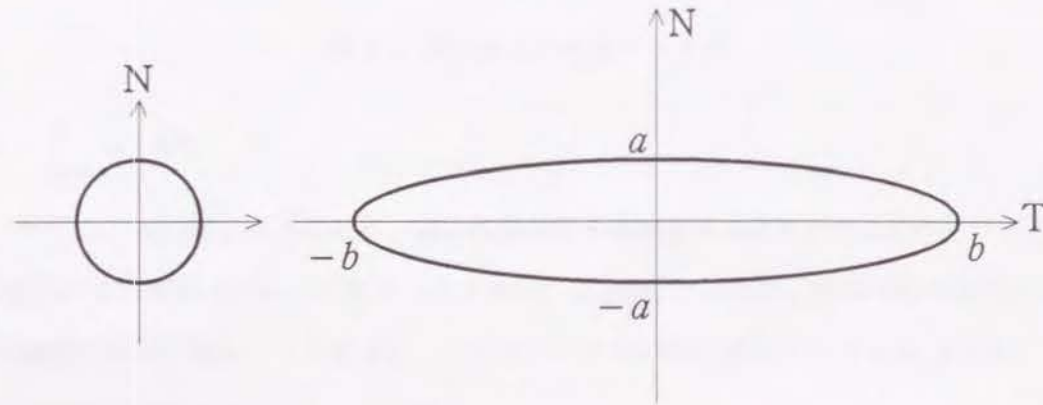


図 2.6: 偏長回転楕円体

Gray と Hancock⁽¹⁾ は、式 (2.58) において、 b として正弦波状の鞭毛の波長 λ を選び、

$$K_T = \frac{2\pi\mu}{\ln(2\lambda/a) - 0.5} \quad (2.60)$$

とし、さらに、

$$K_N = 2K_T \quad (2.61)$$

として、鞭毛を屈曲させて泳ぐウニの精子の解析を行った。ここで、 a は鞭毛断面半径、 μ は流体の粘性係数である。法線方向抵抗係数 K_N は、式 (2.59) から直接、

$$K_N = \frac{4\pi\mu}{\ln(2\lambda/a) + 0.5} \quad (2.62)$$

と選ばれることもある^{(9),(10)}。

Lighthill⁽¹¹⁾ は、 b の選び方が細長物体理論の仮定と矛盾していることを指摘し、

$$K_T = \frac{2\pi\mu}{\ln(0.18\lambda_f/a)} \quad (2.63)$$

$$K_N = \frac{4\pi\mu}{\ln(0.18\lambda_f/a) + 0.5} \quad (2.64)$$

とするのが妥当であるとしている。ここで、 λ_f は、ペン毛に沿って測った一波長分のペン毛長さである。

これらのペン毛の粘性抵抗係数は、ペン毛のみを考えて導かれたもので、菌体との流体力学的な相互作用が大きい場合には、適切でなくなることも考えられる。そのことについては第 4 章で検討するが、本章では粘性抵抗係数として、式 (2.63), (2.64) を用いる。

2.6 一次元モデルでの検討

細菌の速度と角速度は、式 (2.27) を解くことにより得られるが、この式を解くには 6 行 6 列の行列を反転させる必要があり、解析的に扱うことは困難なので、本研究では数値的に解いている。しかし、後に示すように、ペン毛があまり短くない場合には、ペン毛の回転軸と螺旋軌跡の中心軸はほぼ一致し、細菌の運動は一次元的であるとみなせる。そこで、式 (2.27) において、Chwang と Wu⁽³⁾ が行ったように細菌の運動と力および力のモーメントに関する一次元の近似を行い、細菌の速度および角速度をペン毛形状を決定する種々のパラメータに対して陽的に表す。これにより、細菌の運動に対してペン毛の果たす役割について、定性的に説明することができる。Chwang と Wu の解析では、法線方向粘性抵抗係数と接線方向粘性抵抗係数の関係として、式 (2.61) が用いられているが、ここではその条件を課さずに細菌の速度と角速度を表す。なお、彼らの解析ではペン毛自体の回転が考慮されているが、その影響は小さいものと考えられる⁽¹²⁾ ためここでは無視する。

2.6.1 問題の設定

ペン毛が完全な螺旋形であるとし、図 2.7 に示すように、ペン毛螺旋の螺旋軸を x 軸、その螺旋半径を α とする。また、螺旋のピッチ角を β とする。ペン毛の微小部分 ds とそこでの局所座標系 (X_1, X_2, X_3) を考え、 ds の接線単位ベクトル \mathbf{t} を $(\cos\beta, -\sin\beta, 0)$ 、法線単位ベクトル \mathbf{n} を $(\sin\beta, \cos\beta, 0)$ と定義する。すると、従法線単位ベクトル \mathbf{b} は、 $(0, 0, 1)$ と表すことができる。

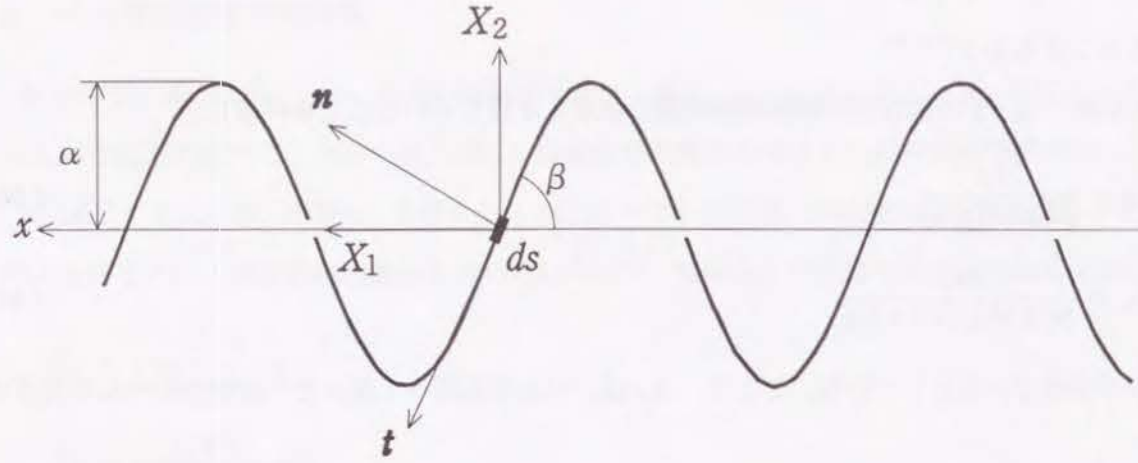


図 2.7: ペン毛螺旋形

2.6.2 一次元の仮定

ここでは、以下のようなふたつの仮定をおく。

(1) 細菌は一次元の運動をするものとする。すなわち、菌体の速度成分は、 x 軸に沿った成分 U のみであり、角速度成分は、 x 軸のまわりの成分 Ω のみである。また、ペン毛およびペン毛モータの角速度成分も x 軸のまわりの成分のみであり、それぞれ、 Ω_f, ω である。

(2) ペン毛は十分長いものとする。したがって、細菌が流体に及ぼす力は一次元的であり、その反力として流体から細菌が受ける力は、 x 軸に沿った成分 F と x 軸のまわりの力のモーメント M のみをもつ。

2.6.3 細菌の速度と角速度

ペン毛の微小長さ部分 ds の速度を表す式 (2.5)~(2.7) は、上の仮定 (1) を用いて、

$$\begin{aligned} u_t &= \mathbf{u} \cdot \mathbf{t} = \sum_{j=1}^3 t_j U_j + \sum_{j=1}^3 \begin{vmatrix} \xi_{j+1} & \xi_{j+2} \\ t_{j+1} & t_{j+2} \end{vmatrix} \Omega_{fj} \\ &= U \cos \beta + \alpha \Omega_f \cos \beta \end{aligned} \quad (2.65)$$

$$u_n = U \sin \beta - \alpha \Omega_f \sin \beta \quad (2.66)$$

$$u_b = 0 \quad (2.67)$$

となる。これらを用いて、 ds に働く接線方向の力 dF_T と法線方向の力 dF_N は、

$$dF_T = -K_T u_t t ds$$

$$= -K_T \{U \cos \beta + \alpha \Omega_f \sin \beta\} t ds \quad (2.68)$$

$$dF_N = -K_N u_n n ds$$

$$= -K_N \{U \sin \beta - \alpha \Omega_f \cos \beta\} n ds \quad (2.69)$$

となり、 ds に働く力 dF は、

$$\begin{aligned} dF &= dF_T + dF_N \\ &= \begin{bmatrix} -(K_T \cos^2 \beta + K_N \sin^2 \beta)U + (K_N - K_T) \sin \beta \cos \beta \alpha \Omega_f \\ -(K_N - K_T) \sin \beta \cos \beta U + (K_T \sin^2 \beta + K_N \cos^2 \beta) \alpha \Omega_f \\ 0 \end{bmatrix} ds \end{aligned} \quad (2.70)$$

と表される。また、 ds に働く力のモーメント dM は、

$$dM = \alpha \times dF \quad (2.71)$$

と表される。ここで、ベクトル $\alpha = (0, 0, \alpha)$ である。

ペン毛に働く力を積分すると、仮定 (2) から、細菌に働く x 軸方向の力の釣り合い式は、

$$\int dF_x - 6\pi\mu r_b U = 0 \quad (2.72)$$

となり、 x 軸のまわりの力のモーメントの釣り合い式は、

$$\int dM_x - 8\pi\mu r_b^3 \Omega = 0 \quad (2.73)$$

となる。ペン毛の長さを L とすると、

$$\int dF_x = \int_0^L \frac{dF_x}{ds} ds = \int_0^L ds \frac{dF_x}{ds} = L \frac{dF_x}{ds} \quad (2.74)$$

$$\int dM_x = \int_0^L \frac{dM_x}{ds} ds = \int_0^L ds \frac{dM_x}{ds} = L \frac{dM_x}{ds} \quad (2.75)$$

なので、式 (2.72), (2.73) は、

$$\begin{bmatrix} -L(\cos^2 \beta + \gamma_1 \sin^2 \beta) - 6\pi\gamma_2 r_b & L\alpha(\gamma_1 - 1) \sin \beta \cos \beta \\ L\alpha(\gamma_1 - 1) \sin \beta \cos \beta & -L\alpha^2(\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta) - 8\pi\gamma_2 r_b^3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} U \\ \Omega_f \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ -8\pi\gamma_2 r_b^3 \omega \end{bmatrix} \quad (2.76)$$

となる。ただし、 $\gamma_1 = K_N/K_T$ 、 $\gamma_2 = \mu/K_T$ である。式 (2.76) を U, Ω_f について解くと、

$$\begin{bmatrix} U \\ \Omega_f \end{bmatrix} = \frac{8\pi\gamma_2 r_b^3}{J} \begin{bmatrix} L\alpha(\gamma_1 - 1) \sin \beta \cos \beta \\ L(\cos^2 \beta + \gamma_1 \sin^2 \beta) + 6\pi\gamma_2 r_b \end{bmatrix} \omega \quad (2.77)$$

となる。ここで、

$$J = \{L(\cos^2 \beta + \gamma_1 \sin^2 \beta) + 6\pi\gamma_2 r_b\} \{L\alpha^2(\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta) + 8\pi\gamma_2 r_b^3\} - L^2\alpha^2(\gamma_1 - 1)^2 \sin^2 \beta \cos^2 \beta \quad (2.78)$$

である。

式(2.77)から、べん毛の形状と、べん毛モータの回転数を与えれば、細菌の速度と角速度を決めることができる。また、係数 $8\pi\gamma_2 r_b^3$ は、菌体の回転による力のモーメントに由来しており、Chwang と Wu⁽³⁾が指摘しているように、べん毛を回転させる細菌の運動では、菌体の回転が不可欠なことがわかる。

2.6.4 べん毛モータの仕事率と効率

べん毛に働く力のモーメント M_x は、式(2.70),(2.71)から

$$M_x = -L\alpha(K_N - K_T)\sin\beta\cos\beta U + L\alpha^2(K_T\sin^2\beta + K_N\cos^2\beta)\Omega_f \quad (2.79)$$

となるので、べん毛モータの仕事率は、式(2.77)を代入して、

$$P = M_x \omega = \frac{\mu r_b^3 \omega^2}{J} 8\pi L \alpha^2 \{L\gamma_1 + 6\pi\gamma_2 r_b (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta)\} \quad (2.80)$$

と表すことができる。また、式(2.57)で定義される効率は、

$$\eta = \frac{48\pi^2 \gamma_2^2 r_b^4}{J} \frac{L(\gamma_1 - 1)^2 \sin^2 \beta \cos^2 \beta}{\gamma_1 L + 6\pi\gamma_2 r_b (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta)} \quad (2.81)$$

となる。

2.7 べん毛の形状と細菌の速度の関係

本節では、螺旋型べん毛を有する細菌の運動を解析結果に当てはめて計算する。式(2.15),(2.16),(2.19),(2.20)から抵抗係数行列 A, B, C, D を決め、式(2.27)より、菌体中心の並進速度ベクトル U_0 およびべん毛の回転角速度ベクトル Ω_f を求めて、べん毛形状と細菌の速度の関係について調べる。

2.7.1 計算モデル

ここで扱うのは、次式で表されるような波長が一定の螺旋型べん毛の場合である。

$$\xi_1 = \alpha \cos \varphi, \quad \xi_2 = \alpha \sin \varphi, \quad \xi_3 = r_b - \lambda \varphi / 2\pi \quad (2.82)$$

べん毛の螺旋半径 α は、べん毛の付け根で菌体と滑らかに繋がるように、以下の関数を使用している。

$$\alpha = \alpha_0 \{1 - \exp(2\varphi/\pi)\} \quad (2.83)$$

ここで、 $\varphi (< 0)$ は螺旋の回転角である。

細菌の基本形状は、観察結果など^{(13),(14)}に基づいて表2.1のように定め、必要に応じて個々の寸法パラメータを変更する。その際、代表長さとして、べん毛の波長を用いる場合とべん毛の長さを用いる場合という、2通りの寸法パラメータの変更方法を採用する。なお、一般に、細菌の寸法の変化に応じて、粘性抵抗係数の値も変わるが、以下の計算では各々のパラメータの影響を分離して考えるため、とくに断らない限り、表2.1の値を用いて式(2.63),(2.64)から計算される粘性抵抗係数の値

$$K_T = 2.19 \quad (2.84)$$

$$K_N = 3.86 \quad (2.85)$$

を、べん毛の波長 λ 、べん毛螺旋の半径 α_0 などの値が変化する場合にも用いる。

表 2.1: 計算に用いる細菌の寸法など

Radius of cell body	$r_b = 1 \mu m$
Cross-sectional radius of flagellum	$a = 0.01 \mu m$
Number of waves of helical flagellum	$n = 5$
Helical amplitude	$\alpha_0 = 0.2 \mu m$
Wave length	$\lambda = 2 \mu m$
Pitch angle of helical flagellum	$\beta = 32.1^\circ$
Frequency of flagellar motor	$\omega/(2\pi) = 100 \text{ c/s}$
Viscosity coefficient	$\mu = 1.3 \mu g/\mu m \cdot s$

ケース1: べん毛の波長 λ を代表長さとする場合

第1章で述べたように、細菌のべん毛は蛋白質の重合体であり、蛋白質の配列によって何種類かの形状になる。そこで、ケース1では、べん毛の大きさを示す λ/r_b 、べん毛の巻き数 n 、べん毛螺旋の形状を示す β をパラメータとして、 β を与えたとき、べん毛の長さが細菌の速度や軌跡などに与える影響について調べる。

これらのパラメータについて、式(2.77),(2.78)を整理すると、一次元モデルでは、

$$\begin{bmatrix} \frac{U}{r_b \omega} \\ \frac{\Omega_f}{\omega} \end{bmatrix} = \frac{8\pi\gamma_2}{J_1} \begin{bmatrix} \frac{1}{2\pi} \left(\frac{\lambda}{r_b}\right)^2 n(\gamma_1 - 1) \tan \beta \sin \beta \\ \left(\frac{\lambda}{r_b}\right) n(\cos \beta + \gamma_1 \tan \beta \sin \beta) + 6\pi\gamma_2 \end{bmatrix} \quad (2.86)$$

$$J_1 = \left\{ \left(\frac{\lambda}{r_b} \right) n (\cos \beta + \gamma_1 \tan \beta \sin \beta) + 6\pi\gamma_2 \right\} \\ \left\{ \frac{1}{4\pi^2} \left(\frac{\lambda}{r_b} \right)^3 n \tan \beta \sin \beta (\tan^2 \beta + \gamma_1) + 8\pi\gamma_2 \right\} \\ - \frac{1}{4\pi^2} \left(\frac{\lambda}{r_b} \right)^4 n^2 (\gamma_1 - 1)^2 \sin^2 \beta \tan^2 \beta \quad (2.87)$$

となる。

また、速度については、べん毛の螺旋形の回転にともなう螺旋波の伝播速度 $V (= \lambda\omega/(2\pi))$ で無次元化した場合を考えると、

$$\frac{U}{V} = \frac{8\pi\gamma_2}{J_1} \left(\frac{\lambda}{r_b} \right) n (\gamma_1 - 1) \tan \beta \sin \beta \quad (2.88)$$

となる。

このとき、べん毛モータの仕事率 P および効率 η はそれぞれ、

$$P = \frac{\mu r_b^3 \omega^2}{J_1} \frac{2}{\pi} n \left(\frac{\lambda}{r_b} \right)^3 \frac{\tan^2 \beta}{\cos \beta} \left\{ \gamma_1 n \left(\frac{\lambda}{r_b} \right) \frac{1}{\cos \beta} + 6\pi\gamma_2 (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta) \right\} \quad (2.89)$$

$$\eta = \frac{48\pi^2 \gamma_2^2}{J_1} \frac{(\gamma_1 - 1)^2 n \left(\frac{\lambda}{r_b} \right) \sin^2 \beta \cos^2 \beta}{\gamma_1 n \left(\frac{\lambda}{r_b} \right) + 6\pi\gamma_2 \cos \beta (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta)} \quad (2.90)$$

となる。

ケース2: べん毛の長さ L を代表長さとする場合

ケース2では、べん毛の大きさを L/r_b で表し、べん毛の巻き数 n 、べん毛螺旋の形状を示す β をパラメータとして、 L/r_b を与えたとき、べん毛の形状が細菌の速度や軌跡などに与える影響について調べる。

これらのパラメータについて、式(2.77),(2.78)を整理すると、一次元モデルでは、

$$\left[\begin{array}{c} \frac{U}{r_b \omega} \\ \frac{\Omega_f}{\omega} \end{array} \right] = \frac{8\pi\gamma_2}{J_2} \left[\begin{array}{c} \frac{1}{2\pi} \frac{1}{n} \left(\frac{L}{r_b} \right)^2 (\gamma_1 - 1) \sin^2 \beta \cos \beta \\ \left(\frac{L}{r_b} \right) (\cos^2 \beta + \gamma_1 \sin^2 \beta) + 6\pi\gamma_2 \end{array} \right] \quad (2.91)$$

$$J_2 = \left\{ \left(\frac{L}{r_b} \right) (\cos^2 \beta + \gamma_1 \sin^2 \beta) + 6\pi\gamma_2 \right\} \\ \left\{ \frac{1}{4\pi^2} \left(\frac{L}{r_b} \right)^3 \frac{1}{n^2} \sin^2 \beta (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta) + 8\pi\gamma_2 \right\} \\ - \frac{1}{4\pi^2} \left(\frac{L}{r_b} \right)^4 \frac{1}{n^2} (\gamma_1 - 1)^2 \sin^4 \beta \cos^2 \beta \quad (2.92)$$

となる。また、速度について、 V で無次元化すると、

$$\frac{U}{V} = \frac{8\pi\gamma_2}{J_2} \left(\frac{L}{r_b} \right) (\gamma_1 - 1) \sin^2 \beta \quad (2.93)$$

となる。このとき、べん毛モータの仕事率 P および効率 η はそれぞれ、

$$P = \frac{\mu r_b^3 \omega^2}{J_2} \frac{2}{\pi} \frac{1}{n^2} \left(\frac{L}{r_b} \right)^3 \sin^2 \beta \left\{ \gamma_1 \left(\frac{L}{r_b} \right) + 6\pi\gamma_2 (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta) \right\} \quad (2.94)$$

$$\eta = \frac{48\pi^2 \gamma_2^2}{J_2} \frac{(\gamma_1 - 1)^2 \left(\frac{L}{r_b} \right) \sin^2 \beta \cos^2 \beta}{\gamma_1 \left(\frac{L}{r_b} \right) + 6\pi\gamma_2 (\sin^2 \beta + \gamma_1 \cos^2 \beta)} \quad (2.95)$$

となる。

2.7.2 べん毛の巻き数の影響 (ケース1)

まず、べん毛の波長と菌体半径の比 λ/r_b 、べん毛のピッチ角 β の値を一定にして、べん毛の巻き数 $n (= \varphi/2\pi)$ を変化させた場合の結果を示す。これは、図2.8に示すようなべん毛形状の変化であり、細菌のべん毛が成長する過程に相当する。

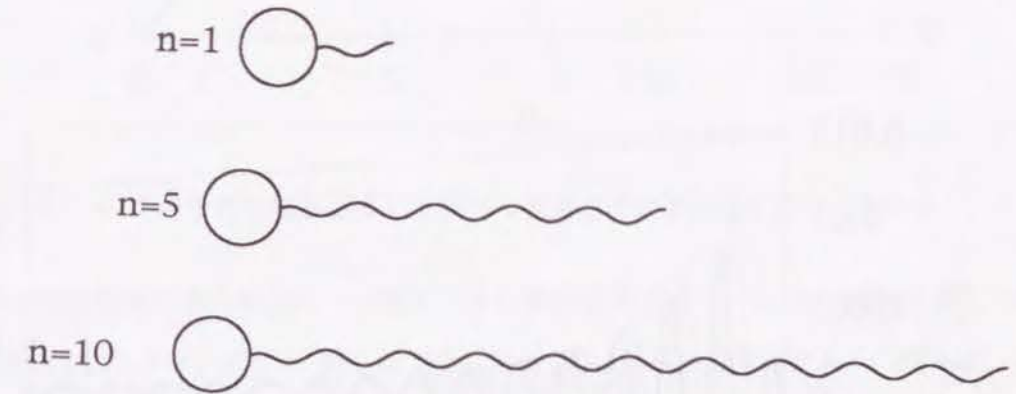


図2.8: べん毛の巻き数が異なる細菌の模式図 (ケース1)

図2.9は、べん毛に固定された座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ における菌体中心 O_0 の速度ベクトルの成分 U_{01}, U_{02}, U_{03} の変化の様子を、螺旋波の伝播速度 V で無次元化して示したものである。べん毛螺旋の中心軸方向の成分 U_{03} の絶対値は、このべん毛の巻き数の範囲内では、その巻き数に応じて増加する。また、螺旋の中心軸以外の速度成分 U_{01}, U_{02} も生じており、べん毛の巻き数の変化に応じて生じるアンバランスを反映して、巻き数1を周期として変化する。

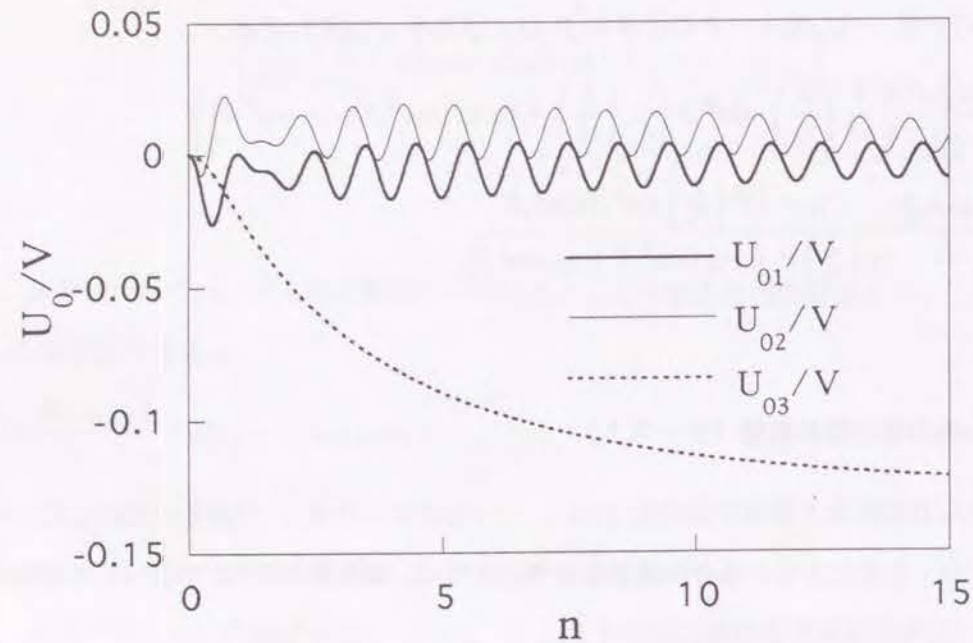


図 2.9: ペン毛巻き数と菌体中心速度の関係 (ケース 1)

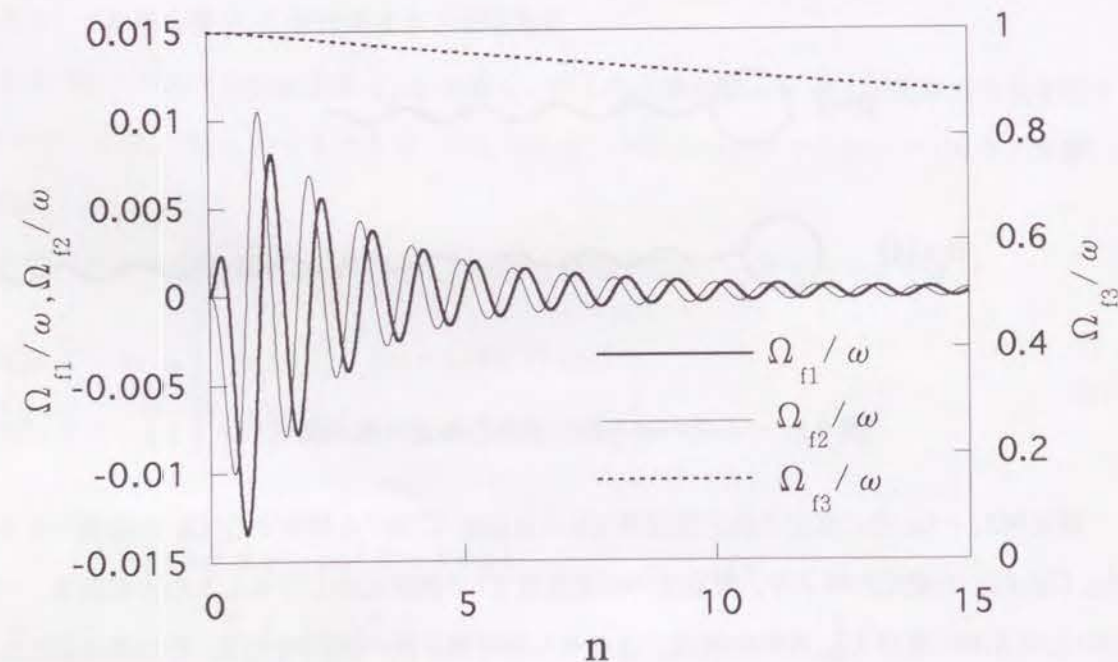


図 2.10: ペン毛巻き数とペン毛の角速度の関係 (ケース 1)

図 2.10 に、座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ におけるペン毛の回転角速度ベクトルの成分 Ω_{f1} , Ω_{f2} , Ω_{f3} とペン毛巻き数 n の関係を示す。ペン毛螺旋の中心軸まわりの角速度 Ω_{f3} は、ペン毛の巻き数 n が少ない場合には、ペン毛モーターの角速度 ω にほぼ等しい値をとるが、 n の増加に応じて減少する。 n が 1 から 2 程度のときは中心軸以外に大きな角速度成分 Ω_{f1} , Ω_{f2} が生じるが、それらの大きさは n の増加につれて指数関数的に小さくなっていく。

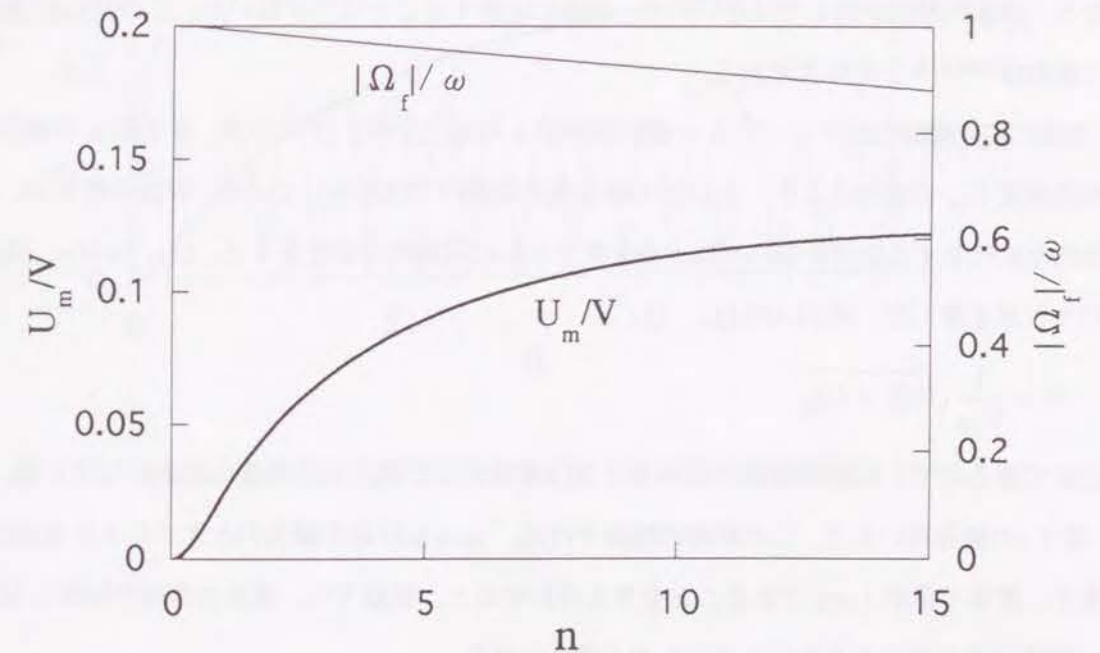


図 2.11: ペン毛巻き数と推進速度およびペン毛角速度の絶対値の関係 (ケース 1)

細菌の描く螺旋軌跡の中心軸方向への速度である推進速度 U_m とペン毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ の変化を図 2.11 に示す。図 2.9、図 2.10 で示したように、細菌の速度ベクトルの成分は、 U_{03} が U_{01} , U_{02} に比べてかなり大きく、ペン毛の回転角速度の成分は、 Ω_{f3} が Ω_{f1} , Ω_{f2} に比べて非常に大きいので、 U_m および $|\Omega_f|$ はそれぞれ、 $-U_{03}$, $-\Omega_{f3}$ とほぼ等しい値になる。ペン毛巻き数 n の増加とともに、 U_m は増加しているが、これはペン毛の長さが増すために推進力が大きくなることによる。しかし、一次元モデルを扱った式 (2.88) から定性的にわかるように、 U_m は増加し続けることはなく、 n が大きくなっていくと減少する。その理由は、 $|\Omega_f|$ が減少するために、推進力が低下するからである。菌体の回転角速度ベクトルは、 $\Omega_0 = \Omega_f - \omega$ (ただし、 ω はペン毛モーターの角速度ベクトル) なので、支配的な成分である ξ_3 軸方向成分のみを考えると、 Ω_{03} は負になり、菌体はペン毛と逆に回転していることになる。すなわち、ペン毛で発生している力のモーメントを打ち消すために、菌体は逆回転する。図 2.8 から明らかなように、ペン毛巻き数 n が多くなるとペン毛が長

くなり、べん毛で発生する力のモーメントが大きくなるため、菌体の逆回転の角速度 $|\Omega_0|$ が大きくなって、べん毛の回転角速度 $|\Omega_f|$ は小さくなる。その結果、推進力が低下して、 U_m も小さくなる。

観察結果では、べん毛の成長速度が、長さとともに指数関数的に減少していくことが知られており、生細胞では $20\mu\text{m}$ 以上の長さのべん毛は観察されていない⁽¹⁵⁾。べん毛の長さがある程度以上になると推進速度 U_m が低下することは、このことと関連して興味深い。

表 2.1 の値を用いると、べん毛巻き数 $n = 5$ のとき、本解析で得られた推進速度 U_m は約 $18\mu\text{m/s}$ となる。細菌の形状が同じではないので、単純に比較することはできないが、この値は約 $20\mu\text{m/s}$ という観察値^{(13),(14)} と同程度である。

細菌の描く螺旋軌跡のピッチ Λ と螺旋の半径 h の変化を図 2.12 に示す。巻き数 n の増加にともなう推進速度 U_m の増加により、 Λ はこの巻き数の範囲内では増加している。螺旋半径 h は、 $n \leq 3$ の不規則な変化をする部分を除いては、巻き数とともに周期的な変化をする。 $\Omega_{f3} \gg \Omega_{f1}, \Omega_{f3} \gg \Omega_{f2}$ という仮定を置くと、式 (2.48) は、

$$h = \frac{1}{\Omega_{f3}} \sqrt{U_{01}^2 + U_{02}^2} \quad (2.96)$$

と近似できるので、軌跡の螺旋半径 h は、図 2.9 で示した U_{01}, U_{02} の変化に対応している。

表 2.1 の値を用いると、この軌跡の螺旋半径は、 $n = 5$ 付近の極大のときでも $h = 0.007\mu\text{m}$ 程度であり、菌体半径が $1\mu\text{m}$ であることを考え合わせると、観察では、細菌の菌体が回転しながら、ほぼ一直線に進んでいるように見えるものと考えられる。

図 2.13 にべん毛モータの仕事率 P と効率 η のべん毛巻き数 n との関係を示す。 n の増加とともに P はほぼ直線的に増加していく。べん毛モータのなす仕事の大部分はべん毛部分での仕事であり、図 2.11 に示したように、 $|\Omega_f|$ はあまり変化しないため、このような結果になるものと考えられる。 η は n の増加につれて増加するが、 U_m の増加率が小さくなるため、 $n = 4$ 付近で最大になった後、低下する。べん毛部分の仕事が大きいため、 η の値は最大でも、1.5 % であり非常に小さい。

2.7.3 べん毛の大きさの影響 (ケース 1)

図 2.14 に模式図を示すように、べん毛のピッチ角 β 、巻き数 n を一定にして、 λ/r_b を変化させた場合について調べる。すなわち、べん毛の形状は変えずに、菌体とべん毛の大きさの比を変えることになる。

図 2.15 は、推進速度 U_m とべん毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ の変化の様子である。菌体に比べてべん毛が大きくなっていくと U_m/V の値は増加していくが、同時に $|\Omega_f|$ の値が小さくなっていくので、 $\lambda/r_b = 3$ のあたりで、 U_m/V の値は極大となる。ただし、 U_m を無次元化するための基準

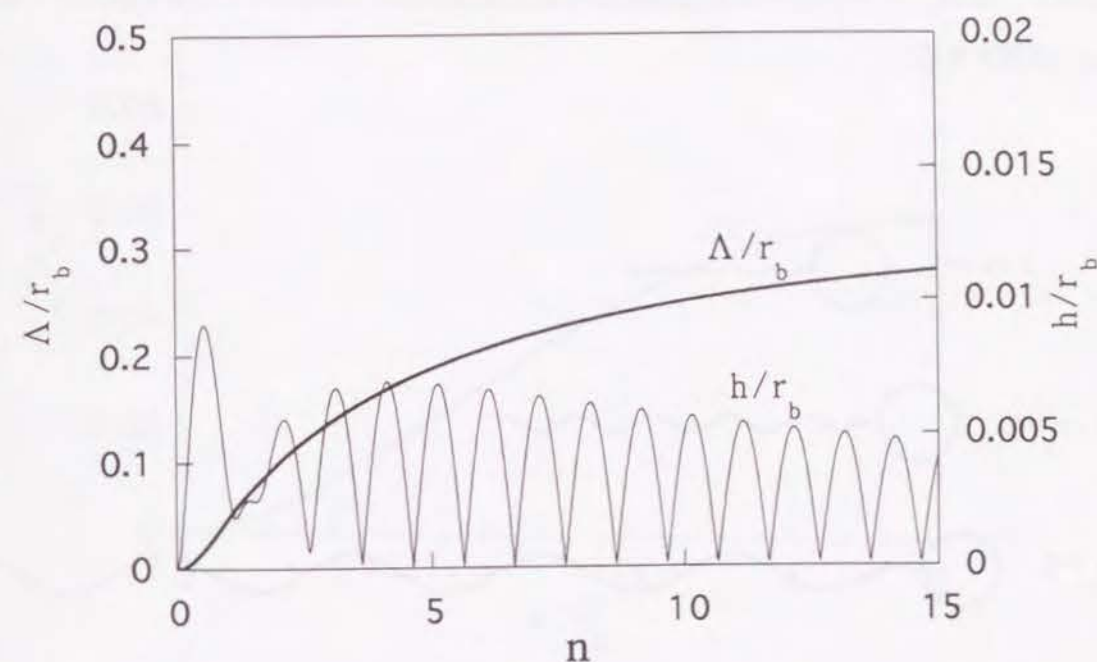


図 2.12: べん毛の巻き数と細菌の螺旋軌跡のピッチおよび半径の関係 (ケース 1)

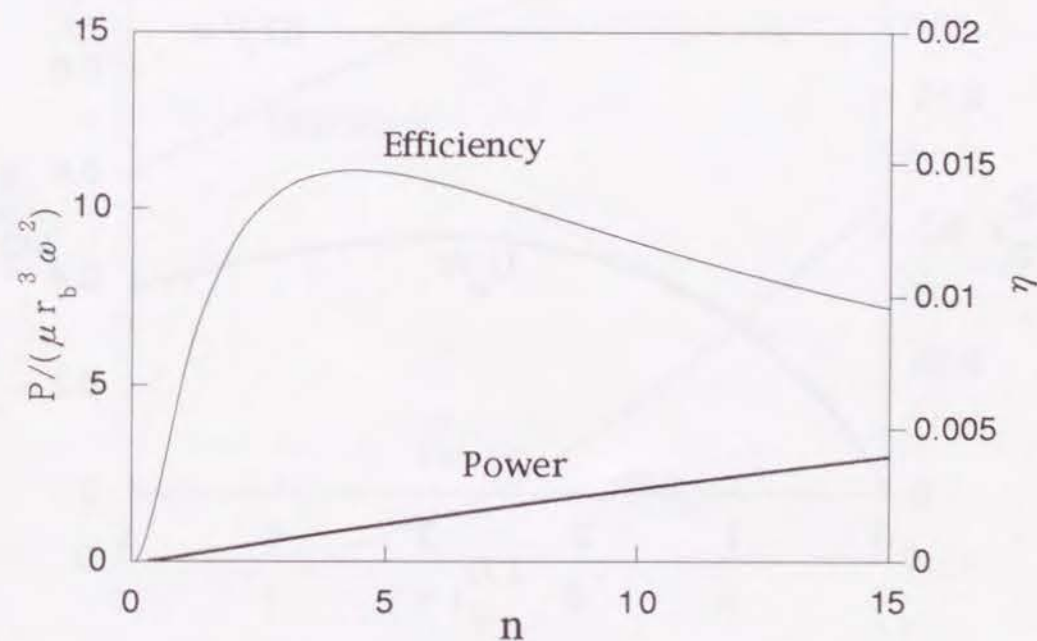


図 2.13: べん毛の巻き数とべん毛モータの仕事率および効率の関係 (ケース 1)

長さとして、菌体の半径 r_b を用いると、図 2.16 に示すように $\lambda/r_b = 5$ 程度まで $U_m/(r_b\omega)$ は増加する。しかし、一次元モデルに対する式 (2.86) からわかるように、べん毛がこれよりも大きくなると $U_m/(r_b\omega)$ は減少する。

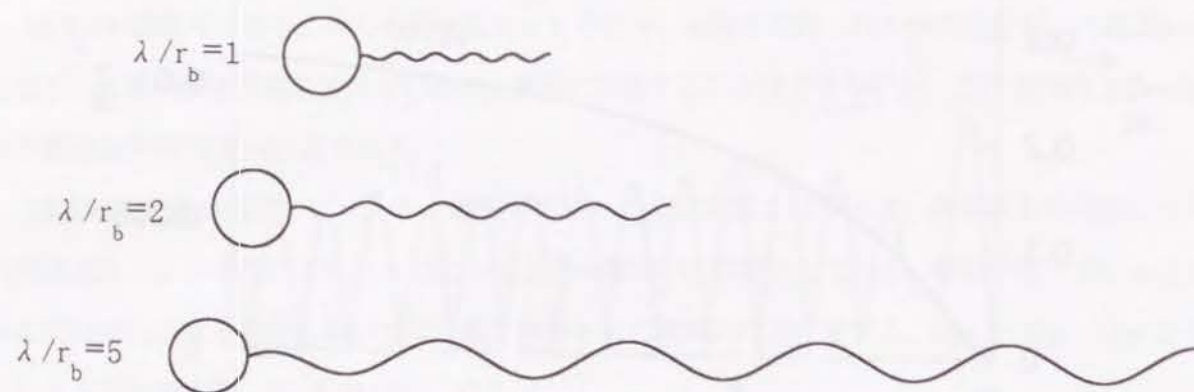


図 2.14: 菌体とべん毛の大きさの比が異なる細菌の模式図 (ケース 1)

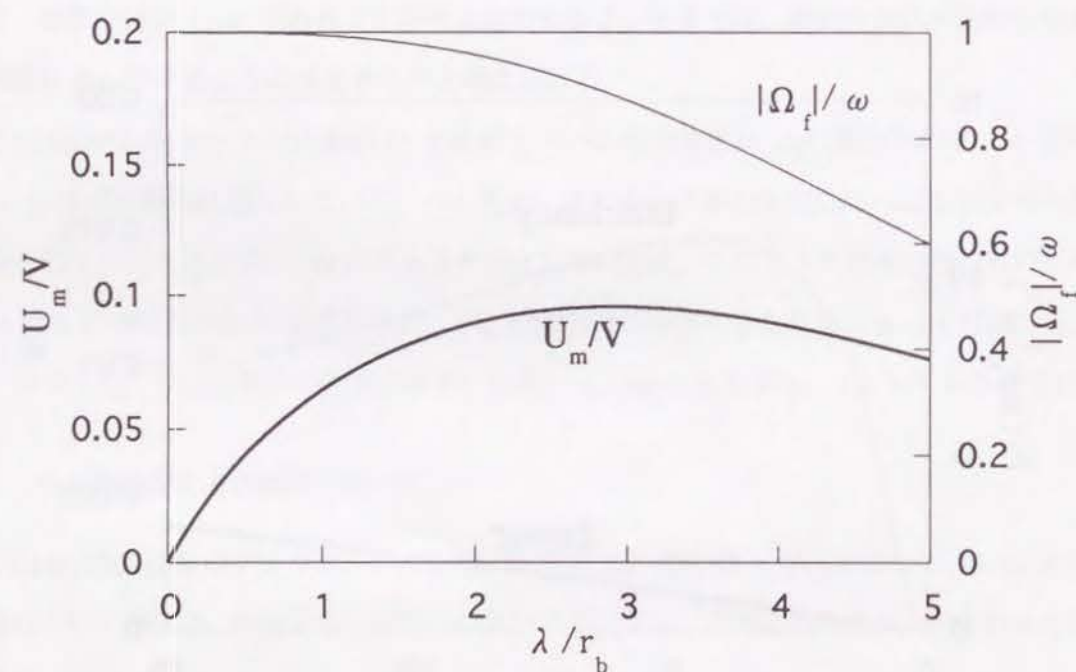


図 2.15: べん毛の大きさと推進速度およびべん毛角速度の絶対値の関係 (ケース 1)

べん毛モータの仕事率 P と効率 η の変化の様子を図 2.17 に示す。べん毛が大きくなるにつれて、

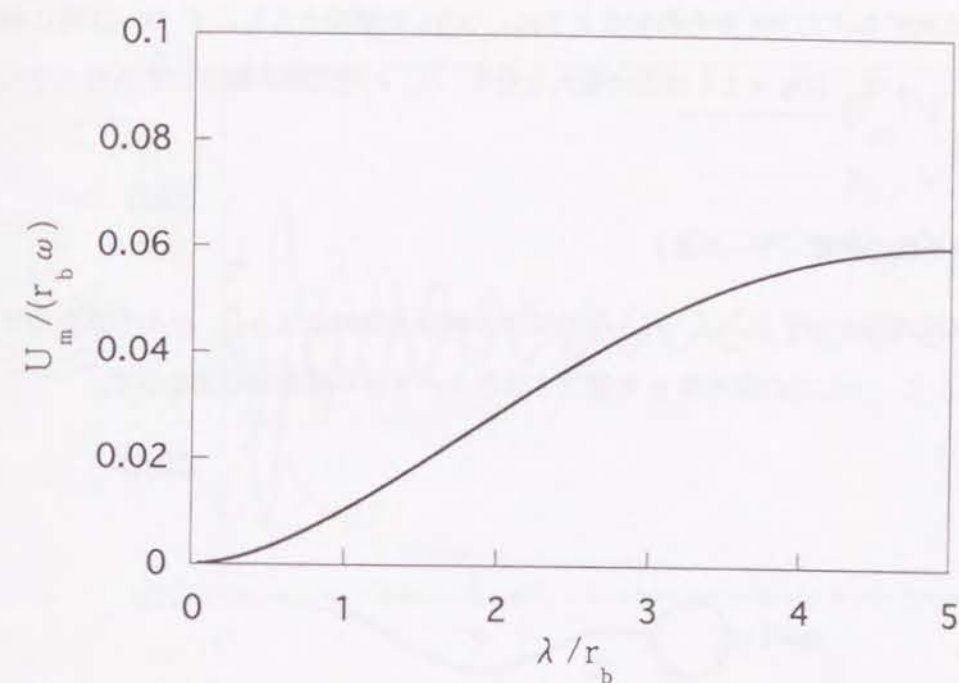


図 2.16: べん毛の大きさと推進速度の関係 (ケース 1)

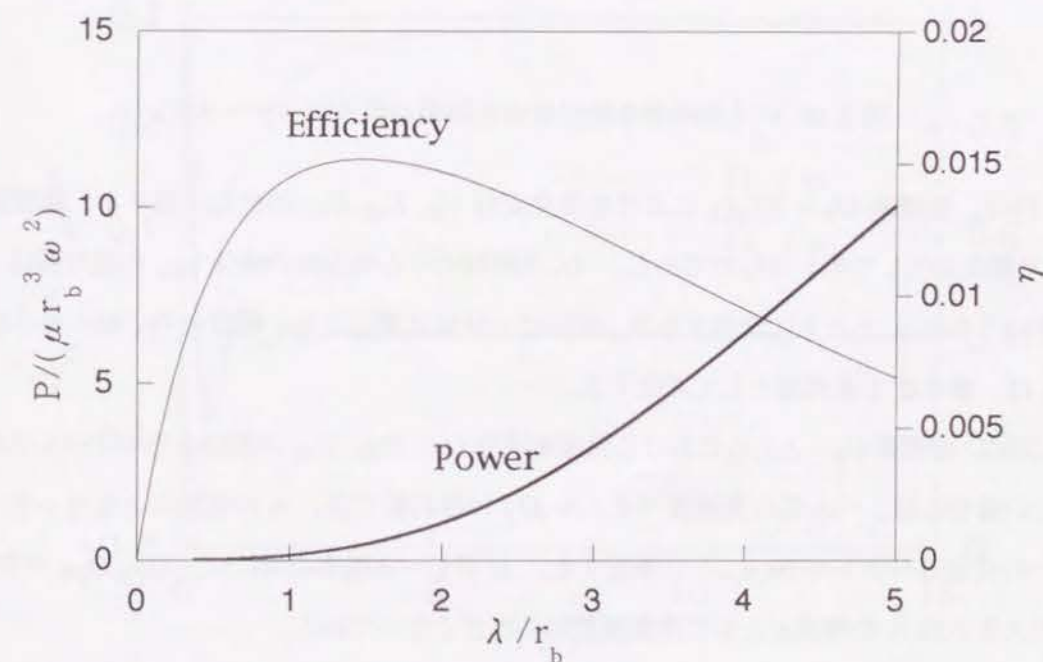


図 2.17: べん毛の大きさとべん毛モータの仕事率および効率の関係 (ケース 1)

P は大きくなっていくが、図 2.15 に示したように、べん毛の角速度 $|\Omega_f|$ の値が小さくなっていくので、一次元モデルに対する式 (2.89) からわかるように、 λ/r_b の増加とともに P は一定値に漸近するものと考えられる。 η は、 $\lambda/r_b = 1.5$ 付近で最大となり、 U_m の増加率の減少にともなって小さくなる。

2.7.4 べん毛の巻き数の影響 (ケース 2)

次に、図 2.18 に模式図を示すように、べん毛の長さや菌体半径の比 L/r_b 、べん毛螺旋のピッチ角 β の値を一定にして、べん毛の巻き数 n を変化させたケース 2 の場合の結果を示す。

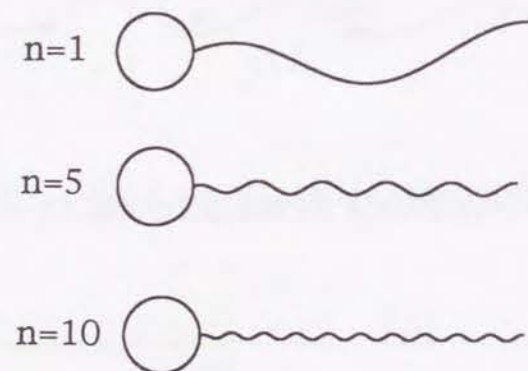


図 2.18: べん毛の巻き数が異なる細菌の模式図 (ケース 2)

図 2.19 は、座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ における速度成分 U_{01}, U_{02}, U_{03} の変化の様子を、螺旋波の伝播速度 V で無次元化して示したものである。べん毛螺旋の中心軸方向の成分 U_{03} の絶対値は、巻き数 n が小さいうちは n とともに増加するが、やがて一定値に漸近する。螺旋の中心軸以外の速度成分 U_{01}, U_{02} は、巻き数 1 を周期として変化する。

図 2.20 に、座標系 $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ における角速度成分 $\Omega_{f1}, \Omega_{f2}, \Omega_{f3}$ の関係を示す。べん毛の巻き数 n が少ない場合には、べん毛の角速度ベクトル Ω_f は揺れ動くが、 n の増加にともなって、べん毛モーターの角速度ベクトル $(0, 0, \omega)$ に漸近する。 n が 1 ~ 2 程度の間には、 Ω_{f1}, Ω_{f2} が生じるが、それらの大きさは n の増加とともに指数関数的に小さくなっていく。

推進速度 U_m とべん毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ の変化を図 2.21 に示す。ケース 1 の場合と同様に、細菌の速度は U_{03} が U_{01}, U_{02} に比べてかなり大きく、べん毛の回転角速度の成分は、 Ω_{f3} が

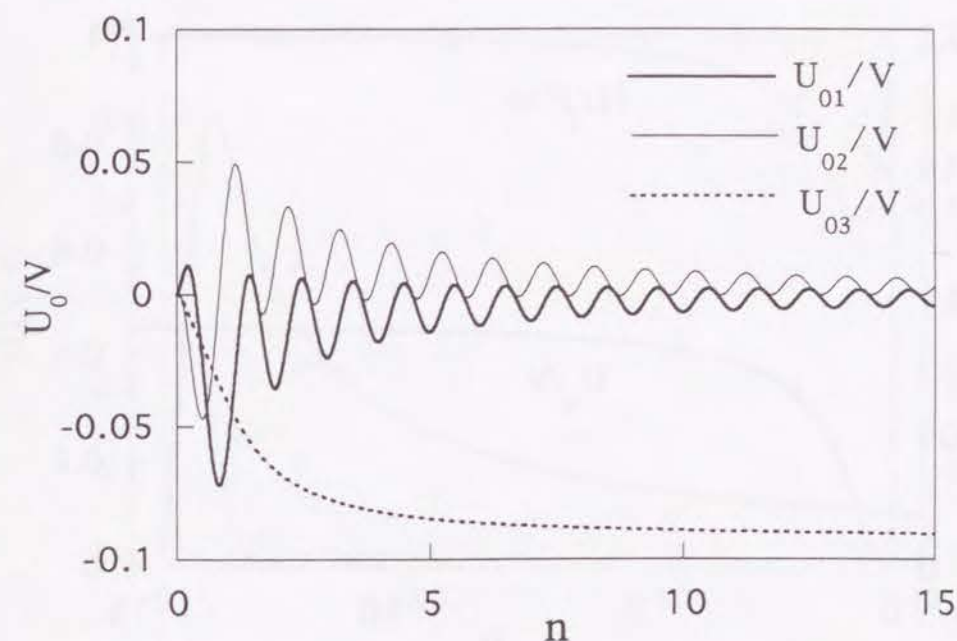


図 2.19: べん毛の巻き数と速度の関係 (ケース 2)

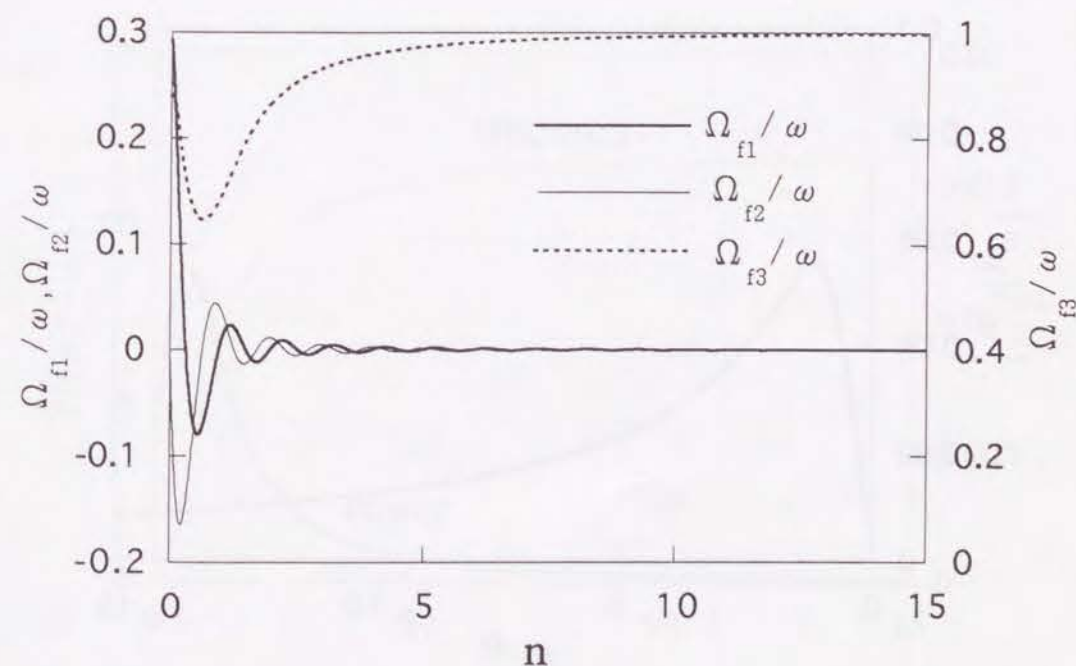


図 2.20: べん毛の巻き数と角速度の関係 (ケース 2)

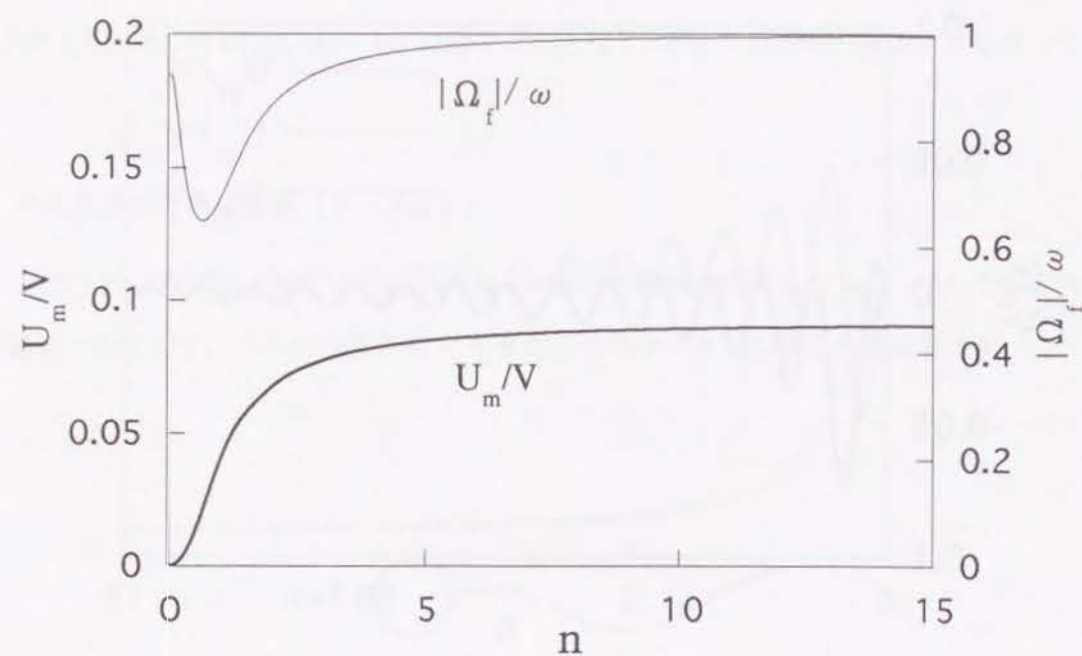


図 2.21: べん毛の巻き数と推進速度およびべん毛角速度の絶対値の関係 (ケース 2)

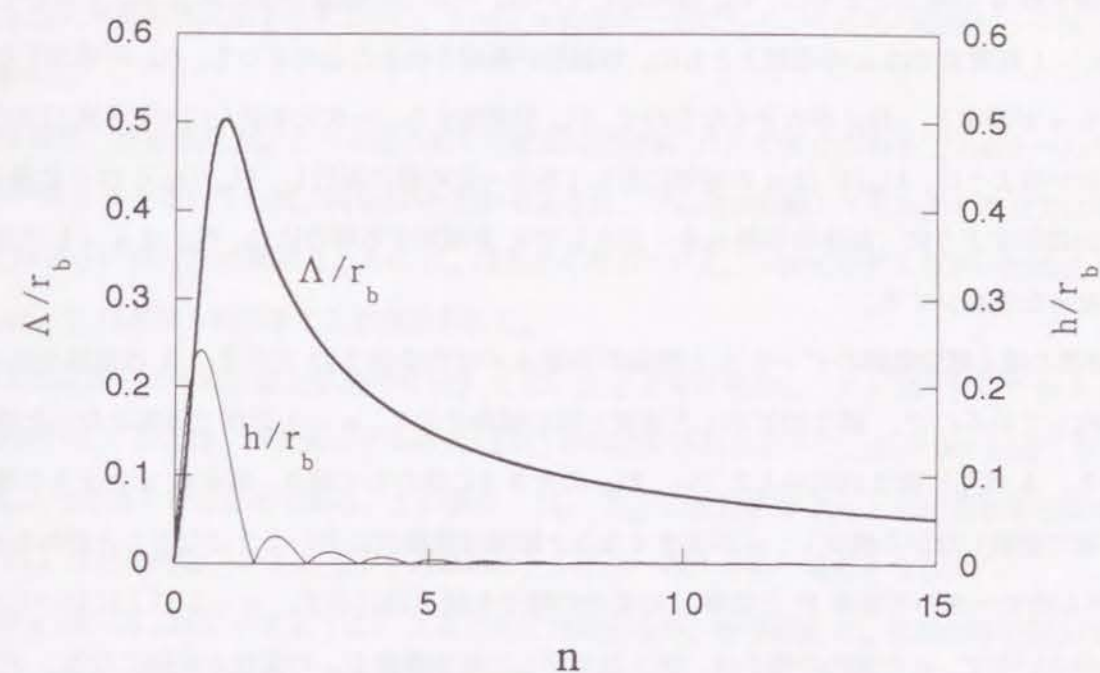


図 2.23: べん毛の巻き数と細菌の螺旋軌跡のピッチおよび半径の関係 (ケース 2)

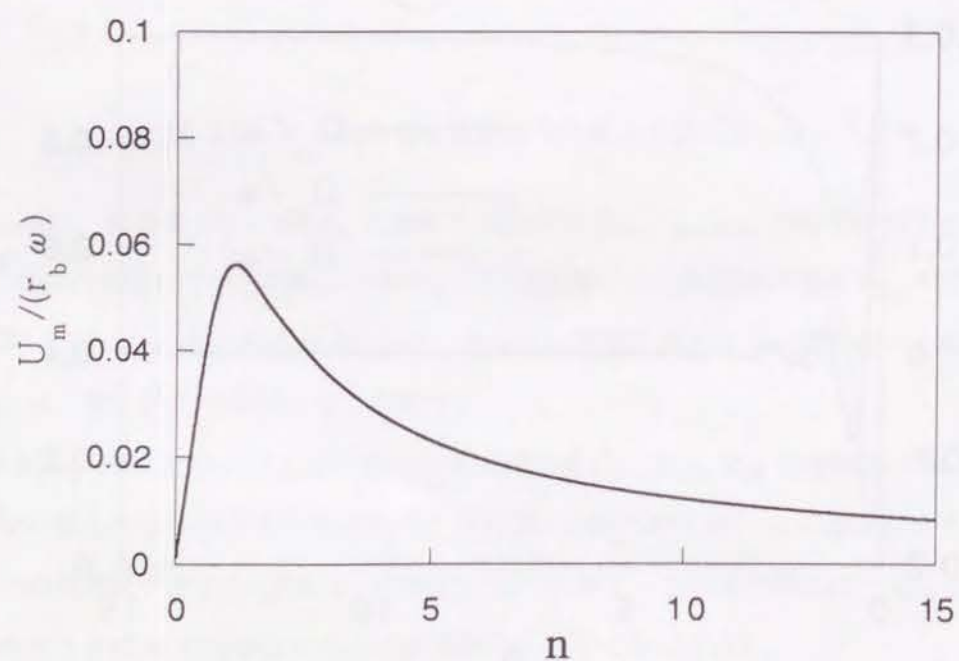


図 2.22: べん毛の巻き数と推進速度の関係 (ケース 2)

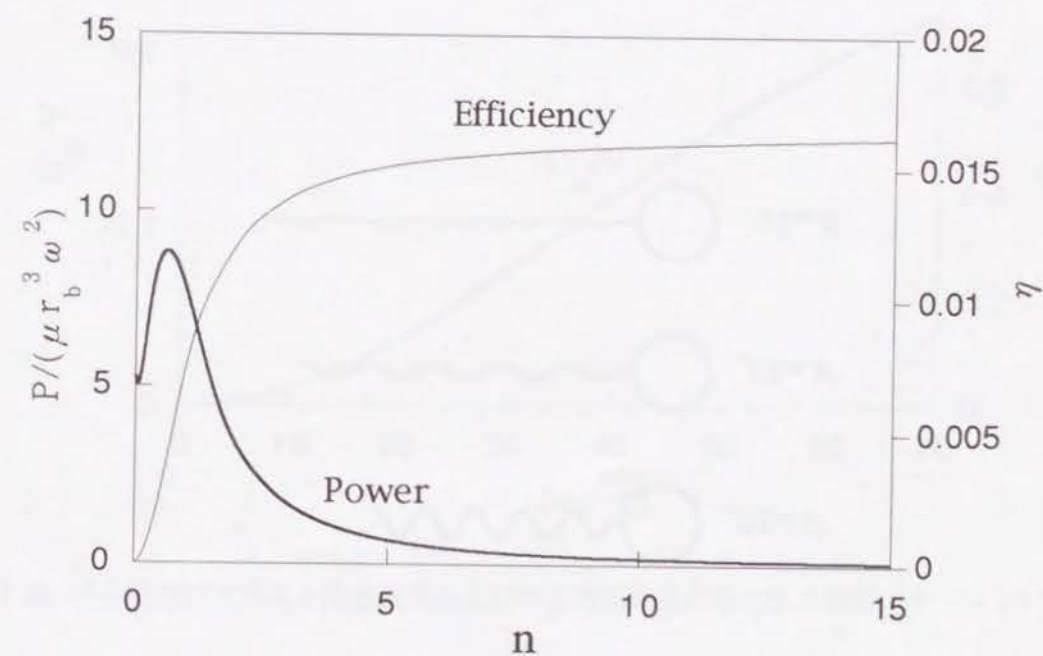


図 2.24: べん毛の巻き数とべん毛モータの仕事率および効率の関係 (ケース 2)

Ω_{f1}, Ω_{f2} に比べて非常に大きいので、 U_m および $|\Omega_f|$ はそれぞれ、 $-U_{03}, -\Omega_{03}$ とほぼ同じ値になる。巻き数 n の増加とともに、 U_m は増加している。べん毛の螺旋半径に式 (2.83) を用いているため、 $n = 1$ 程度までは n の増加とともに、螺旋形が形成されることによって、 U_m が増加する。これよりも n が増すと、 $|\Omega_f|$ が大きくなるので、 U_m が増加する。一次元モデルに対する式 (2.93), (2.91) からわかるように、 U_m/V は n の増加に対してある一定の値に漸近し、 $U_m/(r_b\omega)$ は 0 に漸近する。図 2.22 に示すように、菌体の半径 r_b を一定として n を増加する場合には、 U_m は $n = 1$ の近傍で極大となった後減少する。

細菌の描く螺旋軌跡のピッチ Λ と螺旋の半径 h の変化を図 2.23 に示す。 Λ は菌体半径 r_b で無次元化しているので、図 2.22 に示した速度と同じ傾向を示し、 $n = 1$ 近傍で極大となった後減少している。 h は主に図 2.19 に示した U_{01}, U_{02} の大きさに依存しており、巻き数 n とともに巻き数 1 の周期で変動しながら減少し、 n が大きくなると細菌は直線状に進むようになることがわかる。

べん毛モータの仕事率 P と効率 η の変化の様子を図 2.24 に示す。 $n = 5$ 以上において P の変化は小さいので、 η の変化の様子は、図 2.21 で示した推進速度 U_m の変化と同様になる。 P については、べん毛の回転角速度 $|\Omega_f|$ が小さくなるときに P は大きくなり、 $|\Omega_f|$ が大きくなるときに P は小さくなる。この傾向は、ケース 1 のときにも見られ、べん毛の仕事率すなわちべん毛モータに働く力のモーメントが大きくなると、菌体の逆回転が顕著になることがわかる。

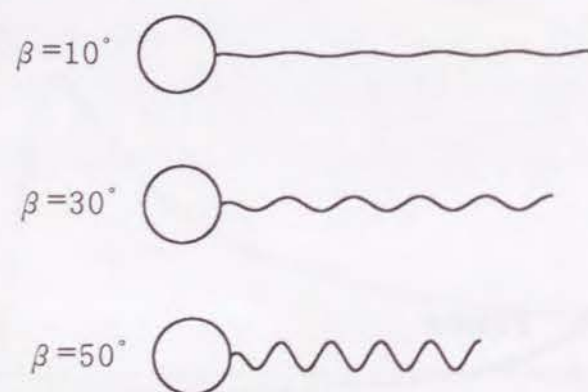


図 2.25: 異なったべん毛のピッチ角をもつ細菌の模式図 (ケース 2)

2.7.5 べん毛のピッチ角の影響 (ケース 2)

図 2.25 に細菌の模式図を示すように、 $L/r_b, n$ の値を一定にして、べん毛の螺旋ピッチ角 β の影響を調べる。

図 2.26 は、推進速度 U_m とべん毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ の変化の様子である。べん毛の螺旋ピッチ角 β が小さいうちは、図 2.3 からわかるように、べん毛が回転してもあまり推進力は得られず U_m は小さいが、 β の増加とともに U_m は大きくなっていく。一次元モデルを用いた式 (2.93) からは、 U_m/V は増加し続けることが推定される。

図 2.27 に示すように、螺旋軌跡のピッチ Λ は、 β とともに増加し、 $\beta = 55^\circ$ 付近で極大となった後減少する。これは、一次元モデルの式 (2.91) から推定されるように、 β が 90° に近くなると、 $U_m/(r_b\omega)$ は小さくなるためである。この場合、 U_{01}, U_{02} の絶対値は β とともに増加する傾向にあるが、 Ω_{f3} が β の増加とともに減少するために、 h は $\beta = 50^\circ$ 付近で極大となる。

効率 η は、図 2.28 に示すように、 β とともに増加するが、推進速度 U_m の増加率が減少するため、 $\beta = 45^\circ$ 付近で極大となった後減少する。

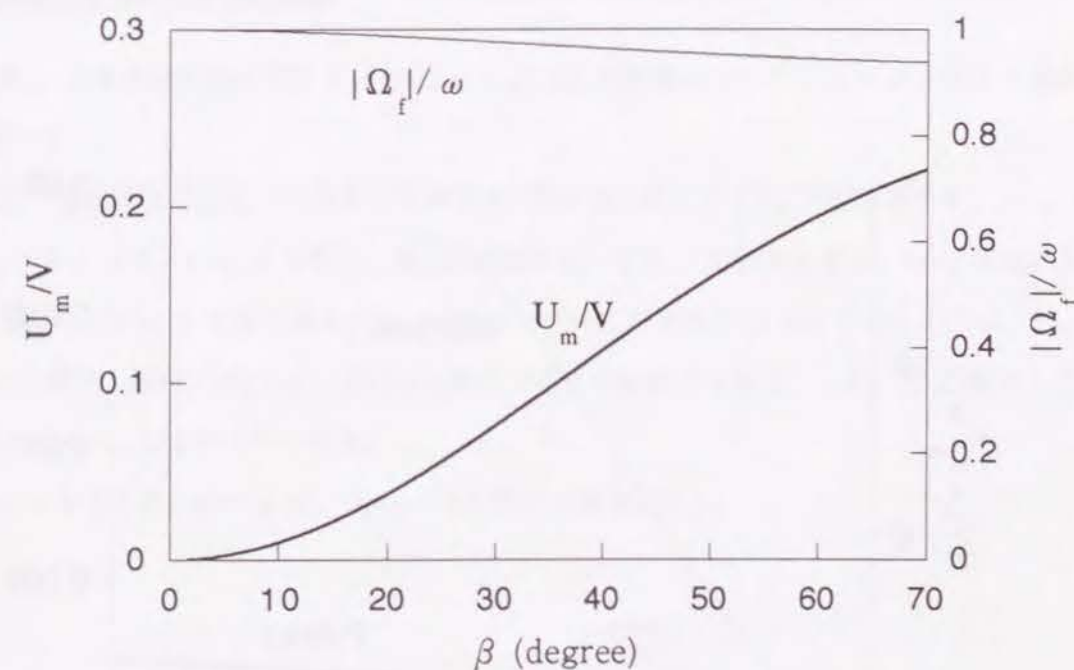


図 2.26: べん毛のピッチ角と推進速度およびべん毛角速度の絶対値の関係 (ケース 2)

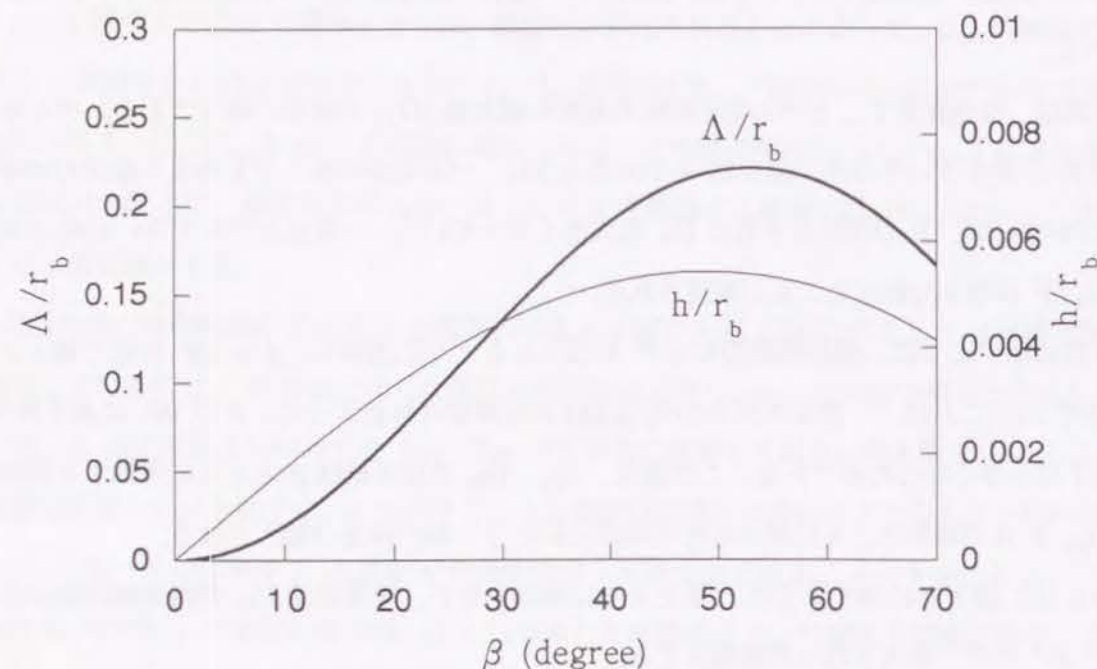


図 2.27: べん毛のピッチ角と細菌の螺旋軌跡のピッチおよび半径の関係 (ケース 2)

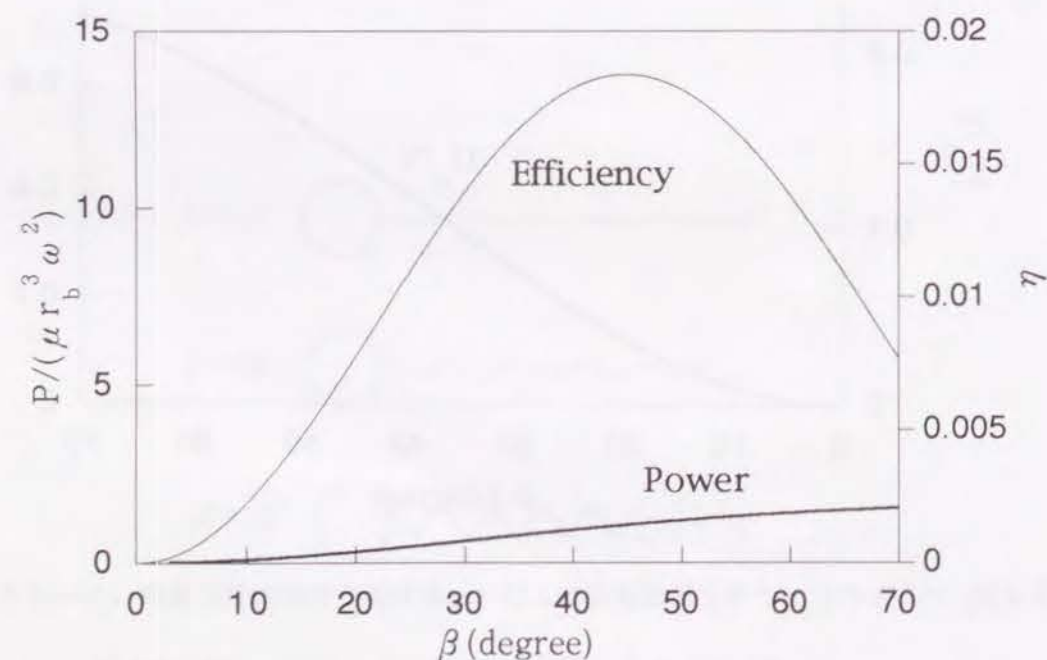


図 2.28: べん毛のピッチ角とべん毛モータの仕事率および効率の関係 (ケース 2)

2.7.6 法線粘性抵抗係数/接線粘性抵抗係数の影響

法線粘性抵抗係数 K_N と接線粘性抵抗係数 K_T の比 $\gamma_1 = K_N/K_T$ の影響について、 K_T は式 (2.84) の値で一定とし K_N を変化させて調べる。

図 2.29 に、推進速度 U_m とべん毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ と γ_1 の関係を示す。 $\gamma_1 = 1$ のとき $U_m = 0$ であり、 γ_1 とともに U_m は増加する。一方、 $|\Omega_f|$ は、 $\gamma_1 = 1$ のとき $|\Omega_f| \neq \omega$ であり、 γ_1 とともに減少する。

図 2.3 からわかるように $\gamma_1 = 1$ のときには、べん毛の微小要素に働く力はべん毛螺旋に接する円筒の周方向を向く。ここでは、 $\gamma_2 = \mu/K_T$ を一定としているので、 γ_1 が増加するにつれて、力のべん毛螺旋の軸方向成分が大きくなり U_m は大きくなる。一次元モデルに対する式 (2.86)、(2.91) から、 U_m は γ_1 とともに増加し続けることはなく、力のモーメントの増加による菌体の逆回転によって減少することが推定される。なお、表 2.1 に示した値から計算される γ_1 の値は、1.8 である。

図 2.30 に効率 η の変化を示す。一次元モデルに対する式 (2.81) からわかるように、 η は $\gamma_1 = 1$ のとき 0 であり、 γ_1 とともに増加するが、 γ_1 が大きくなると一定値に漸近するものと推定される。

2.7.7 粘性抵抗係数の大きさの影響

粘性係数 μ と接線粘性抵抗係数 K_T の比 $\gamma_2 = \mu/K_T$ の影響について、 $\gamma_1 = K_N/K_T$ の値を一定にして調べる。

図 2.31 に、推進速度 U_m とべん毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ と $1/\gamma_2$ の関係を示す。 $1/\gamma_2 = 0$ のとき $U_m = 0$ となり、 $1/\gamma_2$ とともに、 U_m は増加する。また、回転角速度は、 $1/\gamma_2 = 0$ のとき $|\Omega_f| = \omega$ であり、 $1/\gamma_2$ とともに減少する。一次元モデルに対する式 (2.86)、(2.91) から、 U_m は $1/\gamma_2$ とともに増加し続け、 $|\Omega_f|$ は一定の値に漸近することが推定される。なお、表 2.1 に示した値から計算される $1/\gamma_2$ の値は 1.7 である。

図 2.32 に示すように、効率 η は、 $1/\gamma_2 = 1.3$ 付近で最大となる。

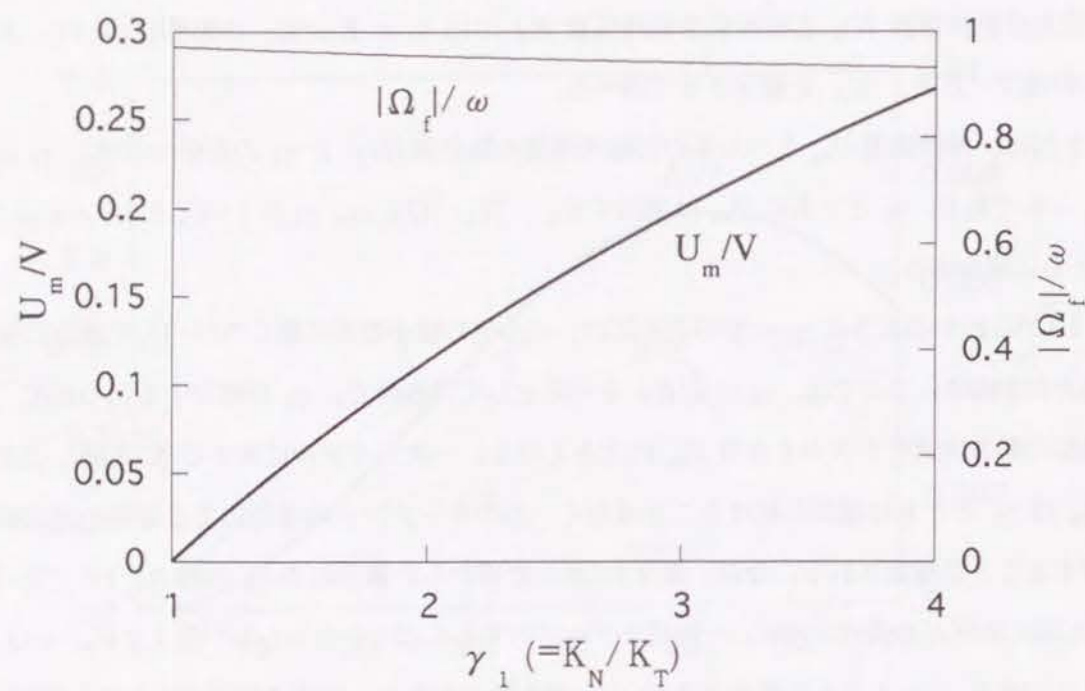


図 2.29: $\gamma_1 = K_N/K_T$ と推進速度およびべん毛角速度の絶対値の関係

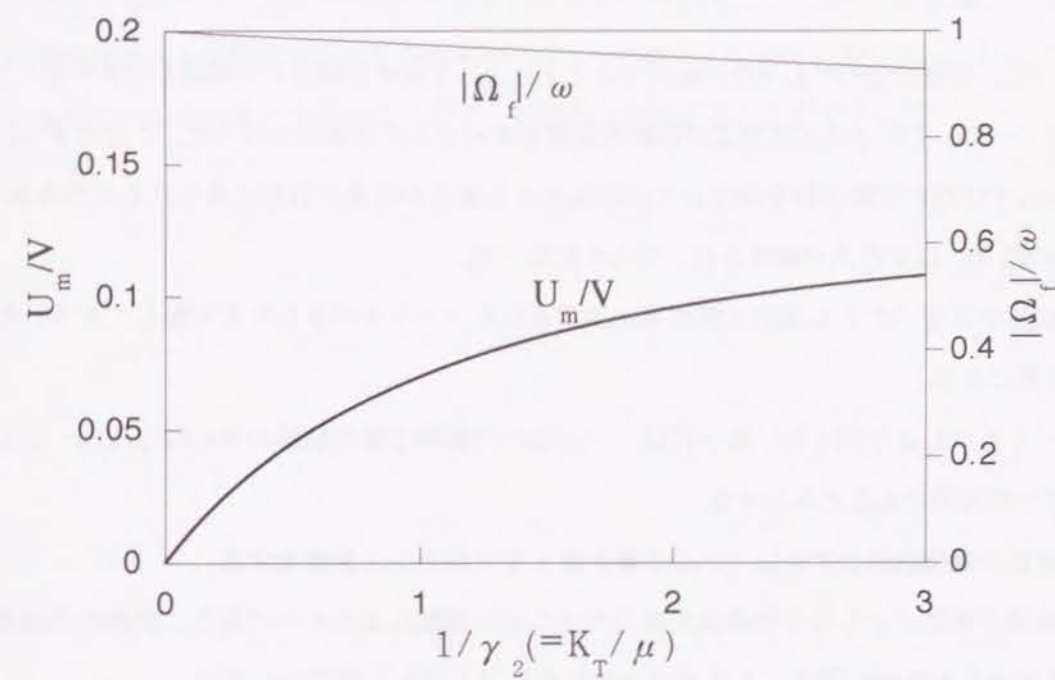


図 2.31: $1/\gamma_2 = K_T/\mu$ と推進速度およびべん毛角速度の絶対値の関係

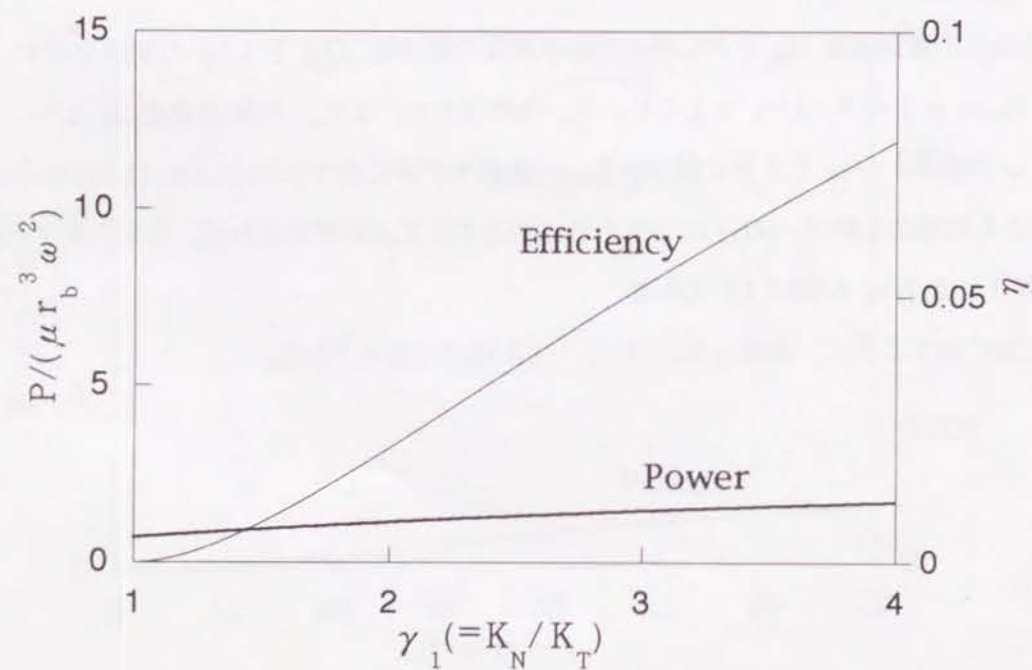


図 2.30: $\gamma_1 = K_N/K_T$ とべん毛モータの仕事率および効率の関係

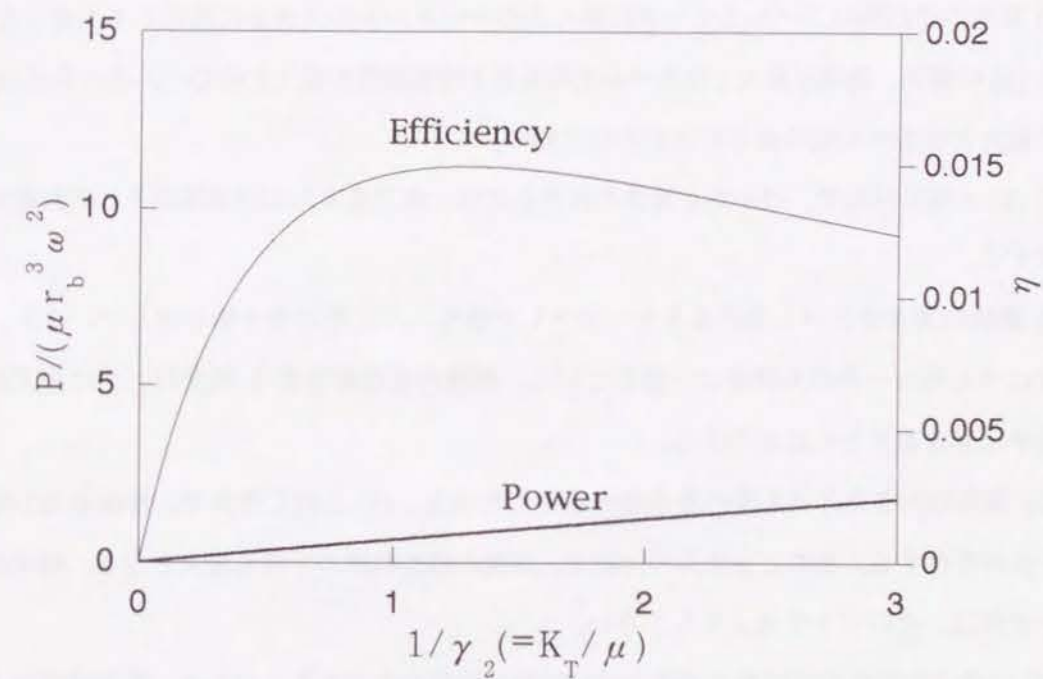


図 2.32: $1/\gamma_2 = K_T/\mu$ とべん毛モータの仕事率および効率の関係

2.8 結 言

本章では、螺旋形状のべん毛を回転させることによって水中を推進する細菌をモデル化し、抵抗力理論に基づいて、その並進速度および回転角速度を求めるため定式化を行った。このモデルは、特に螺旋に拘らず任意の空間曲線を軸まわりに回転させる場合の結果が容易に得られる所が特長である。

解析の結果、以下の点が確認され、明らかになった。

(1) 細菌の速度ベクトルは静止座標系に固定されたベクトルのまわりを回転しており、その軌跡は、螺旋形になる。

(2) べん毛があまり短くない場合には、べん毛の回転軸と螺旋軌跡の中心軸はほぼ一致し、細菌の運動は一次元的であるとみなせる。

(3) 細菌の螺旋軌跡の半径は、べん毛巻き数 1 を周期として変動をする。

(4) 細菌の運動にともなう仕事は大部分がべん毛の運動によるものである。菌体の並進運動を基準として定義した効率の値は、1 %程度またはそれ以下であり非常に小さい。

(5) 菌体の大きさを一定とし、べん毛螺旋の形状を決めた場合、べん毛が長くなるにしたがって推進速度は大きくなる。しかし、べん毛があまり長くなると、菌体の逆回転が速くなり、推進速度は低下する。

(6) 菌体の逆回転は、べん毛モータに働く力のモーメントの大きさに対応して大きくなる。

(7) (5) の場合、効率が最大となるべん毛の長さとは推進速度が最大となるべん毛の長さは一致せず、効率が最大となるべん毛の長さの方がかなり短い。

(8) (5) と同じ理由で、べん毛と菌体の大きさには、推進速度および効率がそれぞれ最大となる比が存在する。

(9) 菌体の大きさとべん毛の長さを一定とした場合、べん毛の巻き数を増していくと、べん毛の角速度はべん毛モータの角速度に一致していく。推進速度は巻き数 1 程度のときに最大となる。一方、効率は巻き数とともに増加する。

(10) 菌体の大きさとべん毛の長さを一定とした場合、(5) と同じ理由で、推進速度が最大となるピッチ角が存在する。そのピッチ角の付近で、細菌の螺旋軌跡の半径も最大となる。効率が最大となるピッチ角は、そのピッチ角よりも小さい。

(11) 法線方向粘性抵抗係数と接線方向粘性抵抗係数の比が大きくなると、推進速度および効率は大きくなる。

(12) 粘性抵抗係数が大きくなると推進速度は大きくなる。また、効率の値が最大となる粘性抵抗

係数の値が存在する。

さらに、(2) を踏まえて、力と力のモーメントの釣り合いの方程式に一次元の近似を行い、細菌の速度および角速度をべん毛形状を決定する種々のパラメータに対して陽的に表した。これにより、細菌の運動に対してべん毛の果たす役割について、定性的に説明することができる。

第2章の参考文献

- (1) Gray, J. and Hancock, G. J., *J. Exp. Biol.*, **32** (1955), 802.
- (2) Gray, J., *J. Exp. Biol.*, **32** (1955), 775.
- (3) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *Proc. Roy. Soc. Lond.*, **B178** (1971), 327.
- (4) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *Biophys. J.*, **16** (1976), 151.
- (5) 例えば、今井, 流体力学 (前編), (1973), 裳華房
- (6) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *J. Fluid Mech.*, **75** 4 (1976), 705.
- (7) Cox, R. G., *J. Fluid Mech.*, **44** 4 (1970), 791.
- (8) Batchelor, G. K., *J. Fluid Mech.*, **44** 3 (1970), 419.
- (9) Brokaw, C. J., *Biophys. J.*, **12** (1972), 564.
- (10) Brokaw, C. J., *Biol. J. Linn. Soc.*, **7** (1975), 423.
- (11) Lighthill, J., *SIAM Review*, **18** 2 (1976), 161.
- (12) Brennen, C. and Winet, H., *Ann. Rev. Fluid Mech.*, **9** (1977), 339.
- (13) Macnab, R. M. and Ornston, M. K., *J. Mol. Biol.*, **112** (1977), 1.
- (14) 日本物理学会, 生体科学の基礎 4 生体運動, (1982), 学会出版センター.
- (15) 飯野, 回転する生命, (1977), 中央公論.

3 細長物体理論および境界要素法による細菌運動の解析

3.1 緒 言

第2章で扱った抵抗力理論による解析は、簡便であり、非常に少ない計算量で細菌の運動を解析することができる。また、粘性抵抗係数の値を工夫することで、観察結果と合う結果を得ることができる。しかし、菌体とべん毛やべん毛の微小部分同士の流体力学的な相互作用が無視されており、粘性抵抗係数の選び方に曖昧さが存在することなどの問題を抱えている。本章では、これらの相互作用を考慮した細長物体理論に基づく数値解析法および境界要素法を適用して細菌の運動の解析するとともに、両者の解析結果の比較を行う。

3.2 細長物体理論

ここでいう細長物体理論は、物体のまわりのストークス流れを特異点の分布で表す特異点法の一様である。球や回転楕円体については、ストークス極、二重極、回転極などの分布によって、物体表面の境界条件を厳密に満足させることが可能である^{(1)~(3)}が、任意の物体形状を表すような特異点の分布を見つけることは、一般に困難である。細長物体理論では、物体形状が細長いことから、長手方向に分布する特異点のうち、遠方の特異点の影響を無視することによって、物体表面の境界条件を近似的に満足させる^{(4)~(6)}。この方法は、Higdon^{(7)~(9)}によって、べん毛を用いて泳ぐ微生物のまわりの流れの解析に応用され、べん毛上の特異点の分布を数値的に求めるモデルが提案されている。

Higdon⁽⁹⁾のモデルでは、球形の菌体とその半径方向の回転軸をもつべん毛モータについたべん毛からなる細菌が取り扱われており、ここではべん毛が傾いている場合でも取り扱うことができるように一部改める他は、彼のモデルにしたがって解析を行う。

3.2.1 べん毛によって誘起される流れ

位置 \mathbf{X} にあるストークス極と二重極によって、位置 \mathbf{x} に誘起される流れを示すグリーン関数は、それぞれ

$$S_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = \frac{\delta_{ij}}{r} + \frac{(x_i - X_i)(x_j - X_j)}{r^3} \quad (3.1)$$

$$D_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = -\frac{\delta_{ij}}{r^3} + 3\frac{(x_i - X_i)(x_j - X_j)}{r^5} \quad (3.2)$$

と表される。ここで、 δ_{ij} は、

$$\delta_{ij} = \begin{cases} 1 & i=j \text{ のとき} \\ 0 & i \neq j \text{ のとき} \end{cases} \quad (3.3)$$

で定義されるクロネッカーの記号である。また、 $r = |\mathbf{x} - \mathbf{X}|$ であり、下添字 j は極の方向を示す。強さ f_j のストークス極と、強さ d_j の二重極が、長さ L の曲線上に分布する場合、位置 \mathbf{x} に誘起される流れの速度ベクトル \mathbf{u} は、

$$u_i(\mathbf{x}) = \int_0^L \left\{ S_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) \frac{f_j}{8\pi\mu} + D_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) \frac{d_j}{4\pi} \right\} ds \quad (3.4)$$

となる。ただし、本章では下添字について総和規約を用いる。ぺん毛は細長いので、細長物体理論において通常なされるように、太さに比べて十分大きな距離だけ離れたストークス極からの影響を無視すると、上の曲線を中心軸とする半径 a のぺん毛の微小長さ部分での境界条件は、二重極の強さを、

$$\mathbf{d} = -\frac{a^2}{4\mu} \mathbf{f}_\perp \quad (3.5)$$

と選ぶことによって、満足させることができる⁽¹⁰⁾。ここで、 \mathbf{f}_\perp はぺん毛の中心軸に垂直な方向を向いたストークス極の成分を示す。

図 3.1 に示すように、ぺん毛を N 個の微小長さ δs の線分で近似することにし、各々の微小線分上では、ストークス極と二重極の強さが一様であるとする。 n 番目の微小部分のストークス極の強さを \mathbf{f}^n 、二重極の強さを \mathbf{d}^n とすると、式 (3.4) は、

$$u_i(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N \left\{ \frac{f_j^n}{8\pi\mu} \int_{s^n-\delta s/2}^{s^n+\delta s/2} S_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) ds + \frac{d_j^n}{4\pi} \int_{s^n-\delta s/2}^{s^n+\delta s/2} D_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) ds \right\} \quad (3.6)$$

となる。

式 (3.6) の $\{ \}$ 内の部分は、ぺん毛に固定した局所座標系において、次のように解析的に積分することが可能である。図 3.1 に示されるような、ぺん毛の微小長さ部分での局所的な座標系 (X^L, Y^L, Z^L) を考える。微小部分に分布するストークス極と二重極によって誘起される流れの速度は、この座標系において

$$u_i^L(\mathbf{x}^L) = \int_{-\delta s/2}^{\delta s/2} \left\{ S_{ij}(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L) \frac{f_j^L}{8\pi\mu} + D_{ij}(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L) \frac{d_j^L}{4\pi} \right\} dX^L \quad (3.7)$$

と表される。また、ストークス極の強さを

$$\mathbf{f}^L = (f_1^L, f_2^L, f_3^L) \quad (3.8)$$

とすると、二重極の強さは、式 (3.5) から

$$\mathbf{d}^L = -\frac{a^2}{4\mu} (0, f_2^L, f_3^L) \quad (3.9)$$

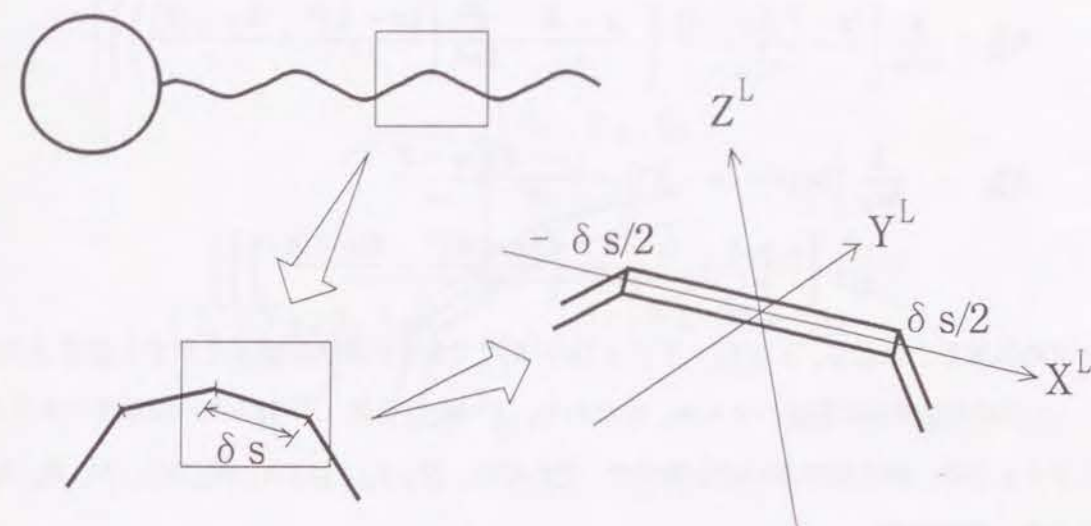


図 3.1: 線分に近似したぺん毛の部分と局所座標系

となる。 \mathbf{f}^L が微小長さ上で一定であると仮定しているため、式 (3.7) は

$$u_i^L(\mathbf{x}^L) = \left[K_{ij}^L(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L) \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} f_j^L(\mathbf{X}^L) \quad (3.10)$$

と表すことができる。 $\mathbf{x}^L = (x^L, y^L, z^L)$ とすると、式 (3.7) の積分を行うことによって $K_{ij}^L(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L)$ は、

$$K_{11}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left[2 \ln \{r - (x - X)\} + \frac{x - X}{r} \right] \quad (3.11)$$

$$K_{21}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \frac{y - Y}{r} \quad (3.12)$$

$$K_{31}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \frac{z - Z}{r} \quad (3.13)$$

$$K_{12}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left(\frac{y - Y}{r} - \frac{a^2}{2} \frac{y - Y}{r^3} \right) \quad (3.14)$$

$$K_{22}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left[\ln \{r - (x - X)\} - \frac{(y - Y)^2}{\sigma^2} \frac{x - X}{r} - \frac{a^2}{2\sigma^2} \left\{ \frac{x - X}{r} + \frac{(y - Y)^2}{\sigma^2} \left(\frac{(x - X)^3}{r^3} - \frac{3(x - X)}{r} \right) \right\} \right] \quad (3.15)$$

$$K_{32}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left[\frac{(y - Y)(z - Z)}{\sigma^2} \left\{ -\frac{x - X}{r} - \frac{a^2}{2\sigma^2} \left(\frac{(x - X)^3}{r^3} - \frac{3(x - X)}{r} \right) \right\} \right] \quad (3.16)$$

$$K_{13}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left(\frac{z-Z}{r} - \frac{a^2 z-Z}{2r^3} \right) \quad (3.17)$$

$$K_{23}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left[\frac{(y-Y)(z-Z)}{\sigma^2} \left\{ -\frac{x-X}{r} - \frac{a^2}{2\sigma^2} \left(\frac{(x-X)^3}{r^3} - \frac{3(x-X)}{r} \right) \right\} \right] \quad (3.18)$$

$$K_{33}^L = \frac{1}{8\pi\mu} \left[\ln \{r - (x-X)\} - \frac{(z-Z)^2 x-X}{\sigma^2 r} - \frac{a^2}{2\sigma^2} \left\{ \frac{x-X}{r} + \frac{(z-Z)^2}{\sigma^2} \left(\frac{(x-X)^3}{r^3} - \frac{3(x-X)}{r} \right) \right\} \right] \quad (3.19)$$

と求められる。ただし、 $\sigma = (y-Y)^2 + (z-Z)^2$ であり、局所座標系を示す上添字 L は省略した。

この局所座標系の基底ベクトル、すなわち、 X^L 軸、 Y^L 軸、 Z^L 軸方向への単位ベクトルが、図 3.2 に示すように、静止座標系の成分表示で、それぞれ、 (T_1, T_2, T_3) , (N_1, N_2, N_3) , (B_1, B_2, B_3) と表されるとき、変換行列

$$\Theta = \begin{bmatrix} T_1 & T_2 & T_3 \\ N_1 & N_2 & N_3 \\ B_1 & B_2 & B_3 \end{bmatrix} \quad (3.20)$$

を用いて、 $K_{ij}^L(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L)$ を静止座標系に変換すると、

$$K_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = \Theta_{ki} \left[K_{kl}^L(\mathbf{x}^L, \mathbf{X}^L) \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} \Theta_{lj} \quad (3.21)$$

となり、式 (3.4) は、

$$u_i(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N [K_{ij}(\mathbf{x}, \mathbf{X}^n) f_j(\mathbf{X}^n)] \quad (3.22)$$

と近似することができる。ただし、 \mathbf{X}^n は、 n 番目の線分の中心点の座標である。

3.2.2 菌体の影響

次に菌体の影響について考える。菌体は流れ場へ二種類の影響を及ぼす。第一は、境界としての影響であり、これを考慮するため、べん毛を構成する特異点の鏡像を考える。第二は、菌体自身の運動によって流れが引きずられる影響である。

まず、第一の影響について考える。球に対するストークス極の鏡像は、

$$S_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{X}) = -\frac{r_b}{|\mathbf{X}|} \frac{\delta_{ij}}{r^*} - \frac{r_b^3}{|\mathbf{X}|^3} \frac{(x_i - X_i^*)(x_j - X_j^*)}{r^{*3}} - \frac{|\mathbf{X}|^2 - r_b^2}{|\mathbf{X}|} \left[\frac{X_i^* X_j^*}{r_b^3 r^*} - \frac{r_b}{|\mathbf{X}|^2 r^{*3}} \left\{ X_i^*(x_j - X_j^*) + X_j^*(x_i - X_i^*) \right\} + \frac{2X_i^* X_j^* X_k^*(x_k - X_k^*)}{r_b^3 r^{*3}} \right] - (|\mathbf{x}|^2 - r_b^2) \frac{\partial \phi_j}{\partial x_i} \quad (3.23)$$

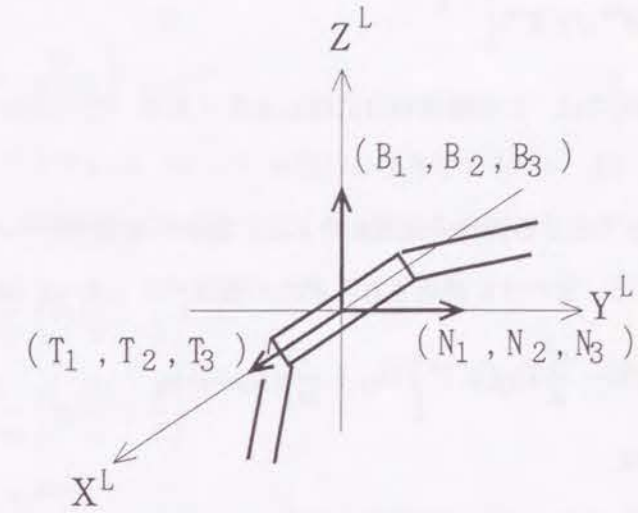


図 3.2: べん毛の微小部分の方向ベクトル

となる⁽¹¹⁾。ここで、

$$\begin{aligned} \frac{\partial \phi_j}{\partial x_i} = & \frac{|\mathbf{X}|^2 - r_b^2}{2|\mathbf{X}|^3} \left\{ \frac{-3X_j(x_i - X_i^*)}{r_b r^{*3}} + \frac{r_b \delta_{ij}}{r^{*3}} - \frac{3r_b(x_i - X_i^*)(x_j - X_j^*)}{r^{*5}} \right. \\ & - \frac{2X_j X_i^*}{r_b r^{*3}} + \frac{6X_j}{r_b r^{*5}} (x_i - X_i^*)(x_k - X_k^*) X_k^* \\ & + \frac{3r_b}{|\mathbf{X}^*|} \frac{X_j^*(x_i - X_i^*) r^{*2} + (x_i - X_i^*)(x_j - X_j^*) |\mathbf{X}^*|^2 + (r^* - |\mathbf{X}^*|) r^{*2} |\mathbf{X}^*| \delta_{ij}}{r^{*3} |\mathbf{X}^*| (|\mathbf{X}^*| r^* + x_k X_k^* - |\mathbf{X}^*|^2)} \\ & - \frac{3r_b}{|\mathbf{X}^*|} \frac{(|\mathbf{X}^*| (x_i - X_i^*) + r^* X_i^*) (X_j^* r^{*2} - (x_j - X_j^*) |\mathbf{X}^*|^2 + (x_j - 2X_j^*) r^* |\mathbf{X}^*|)}{r^{*2} |\mathbf{X}^*| (|\mathbf{X}^*| r^* + x_k X_k^* - |\mathbf{X}^*|^2)^2} \\ & - \frac{3r_b}{|\mathbf{X}^*|} \frac{x_i X_j^* + |\mathbf{x}| |\mathbf{X}^*| \delta_{ij}}{|\mathbf{x}| |\mathbf{X}^*| (|\mathbf{x}| |\mathbf{X}^*| + x_k X_k^*)} \\ & \left. - \frac{3r_b}{|\mathbf{X}^*|} \frac{(|\mathbf{X}^*| x_i + |\mathbf{x}| X_i^*) (|\mathbf{X}^*| x_j + |\mathbf{x}| X_j^*)}{|\mathbf{x}| |\mathbf{X}^*| (|\mathbf{x}| |\mathbf{X}^*| + x_k X_k^*)^2} \right\} \quad (3.24) \end{aligned}$$

であり、 \mathbf{X}^* は、

$$\mathbf{X}^* = \frac{r_b^2}{|\mathbf{X}|^2} \mathbf{X} \quad (3.25)$$

で定義される鏡像点の位置ベクトルである。また、 $r^* = |\mathbf{x} - \mathbf{X}^*|$ である。

微小長さ δs の N 本の線分で近似されたべん毛上の特異点の鏡像によって誘起される流れの速度ベクトル \mathbf{u}^* は、

$$u_i^*(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N \left\{ \frac{f_j^n}{8\pi\mu} \int_{s^n - \delta s/2}^{s^n + \delta s/2} S_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{X}^n) ds \right\} \quad (3.26)$$

となる。式(3.26)の{ }内の積分は、数値的に評価して

$$u_i^*(\mathbf{x}) = \sum_{n=1}^N [K_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{X}^n) f_j(\mathbf{X}^n)] \quad (3.27)$$

と表すことができる。本研究では、この数値積分に積分点を8点用いた Gauss の積分公式⁽¹²⁾を用いている。

次に、菌体の運動によって生じる流れの速度を考える。菌体が速度ベクトル U_0 、角速度ベクトル Ω_0 で運動しているときに、まわりに誘起される流れの速度ベクトル u_b は、

$$u_{bi}(\mathbf{x}) = \frac{3}{4} r_b \left\{ S_{ij}(\mathbf{x}, 0) - \frac{r_b^2}{3} D_{ij}(\mathbf{x}, 0) \right\} U_{0j} + \frac{r_b^3}{|\mathbf{x}|^3} \epsilon_{ijk} x_k \Omega_{0j} \quad (3.28)$$

となる⁽¹³⁾。ここで、 ϵ_{ijk} は、

$$\epsilon_{ijk} = \begin{cases} 1 & (i, j, k) \text{ が } (1, 2, 3) \text{ の偶置換のとき} \\ -1 & (i, j, k) \text{ が } (1, 2, 3) \text{ の奇置換のとき} \\ 0 & \text{上以外} \end{cases} \quad (3.29)$$

で定義されるエディントンの記号である。

3.2.3 ペン毛の運動速度

菌体中心 O_0 を原点とする位置ベクトル \mathbf{x} で表されるペン毛上の微小部分の運動速度ベクトル u_f は、式(2.54)で示したように、菌体の速度ベクトル U_0 と角速度ベクトル Ω_0 およびペン毛モータの角速度ベクトル ω を使って、

$$u_{fi}(\mathbf{x}) = U_{0i} + \epsilon_{ijk} \{ x_k \Omega_{0j} + (x_k - r_{bk}) \omega_j \} \quad (3.30)$$

と表される。ここで、 r_b は菌体中心 O_0 からペン毛の付け根の点 O_1 までのベクトル $\overrightarrow{O_0 O_1}$ である。

ペン毛の運動速度と細菌の泳ぎによってペン毛表面に誘起される流れの速度は等しいので、式(3.22),(3.27),(3.28)において、位置ベクトル \mathbf{x} をペン毛上の m 番目の微小部分の中心点 \mathbf{X}^m にとると、

$$u_f(\mathbf{X}^m) = \mathbf{u}(\mathbf{X}^m) + \mathbf{u}^*(\mathbf{X}^m) + \mathbf{u}_b(\mathbf{X}^m) \quad (3.31)$$

が成立し、この式は、

$$\begin{aligned} \Gamma_{ij}^1(\mathbf{X}^m) U_{0j} + \Gamma_{ij}^2(\mathbf{X}^m) \Omega_{0j} - \sum_{n=1}^N \left[\left\{ K_{ij}(\mathbf{X}^m, \mathbf{X}^n) + K_{ij}^*(\mathbf{X}^m, \mathbf{X}^n) \right\} f_j(\mathbf{X}^n) \right] \\ - \epsilon_{ijk} (x_k - r_{bk}) \omega_j = 0 \end{aligned} \quad (3.32)$$

と書き換えることができる。ただし、

$$\Gamma_{ij}^1(\mathbf{X}^m) = \delta_{ij} - \frac{3}{4} r_b \left\{ S_{ij}(\mathbf{X}^m, 0) - \frac{r_b^2}{3} D_{ij}(\mathbf{X}^m, 0) \right\} \quad (3.33)$$

$$\Gamma_{ij}^2(\mathbf{X}^m) = \left(1 - \frac{r_b^3}{|\mathbf{X}^m|^3} \right) \epsilon_{ijk} X_k^m \quad (3.34)$$

である。なお、 $m = n$ のときには、式(3.7)の積分が特異性をもつが、図3.3に示すように、位置ベクトル \mathbf{x} が半径 a のペン毛表面上にあると考え、 $a \ll \delta s$ を用いると、式(3.11)~(3.19)のかわりに、

$$\left[K_{11}^L \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} = \frac{1}{2\pi\mu} \left(\ln \frac{\delta s}{a} - \frac{1}{2} \right) \quad (3.35)$$

$$\left[K_{22}^L \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} = \frac{1}{4\pi\mu} \left(\ln \frac{\delta s}{a} + \frac{1}{2} \right) \quad (3.36)$$

$$\left[K_{33}^L \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} = \left[K_{22}^L \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} \quad (3.37)$$

$$\left[K_{ij}^L \right]_{-\delta s/2}^{\delta s/2} = 0 \quad (i \neq j) \quad (3.38)$$

を得ることができ、これらを用いる。

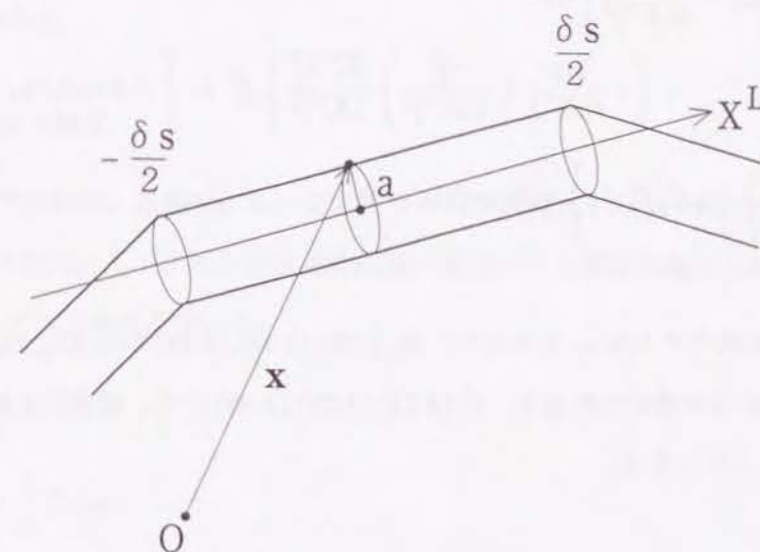


図 3.3: ペン毛の微小部分の模式図

ペン毛モータの回転角速度ベクトル ω を与えるとき、式(3.32)の未知数ベクトルは、 $f(\mathbf{X}^n)$ 、 U_0 、 Ω_0 であり、それぞれ3成分あるので未知数の数は $3(N+2)$ 個である。一方、式(3.32)は、 $m = 1 \sim N$ 、 $i = 1 \sim 3$ で $3N$ 本の方程式なので、未知数を決定するには方程式が6本不足する。これらの不足する方程式は、第2章で考えたのと同様に、力と力のモーメントの釣り合いから得られる。

3.2.4 力と力のモーメントの釣り合い

位置ベクトル \mathbf{X} にあるストークス極の鏡像による力と力のモーメントの \mathbf{X} 方向成分は、

$$\mathbf{F}_R = \left(-\frac{3r_b}{2|\mathbf{X}|} + \frac{r_b^3}{2|\mathbf{X}|^3} \right) \mathbf{f}_R \quad (3.39)$$

$$\mathbf{M}_R = 0 \quad (3.40)$$

また、 \mathbf{X} 方向に垂直な方向の力と力のモーメントの成分は、

$$\mathbf{F}_T = \left(-\frac{3r_b}{4|\mathbf{X}|} - \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}|^3} \right) \mathbf{f}_T \quad (3.41)$$

$$\mathbf{M}_T = -\frac{r_b^3}{|\mathbf{X}|^3} \mathbf{X} \times \mathbf{f}_T \quad (3.42)$$

となる。

細菌に外部から働く力と力のモーメントは 0 なので、これらの鏡像による力と力のモーメントに、べん毛上と菌体中心に分布しているストークス極による力と力のモーメントを加えると、

$$\sum_{n=1}^N \left[\left\{ \left(1 - \frac{3r_b}{4|\mathbf{X}^n|} + \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}^n|^3} \right) \delta_{ij} + \left(-\frac{3r_b}{4|\mathbf{X}^n|} + \frac{r_b^3}{4|\mathbf{X}^n|^3} \right) \frac{X_i^n X_j^n}{|\mathbf{X}^n|^2} \right\} f_i^n \delta s \right] + 6\pi\mu r_b U_{0j} = 0 \quad (3.43)$$

$$\sum_{n=1}^N \left\{ \left(1 - \frac{r_b^3}{|\mathbf{X}|^3} \right) \epsilon_{ijk} X_j f_k^n \delta s \right\} + 8\pi\mu r_b^3 \Omega_{0i} = 0 \quad (3.44)$$

が成立する。

べん毛モータの回転数ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を与えて、式(3.32),(3.43),(3.44) から U_0, Ω_0 と $\mathbf{f}(\mathbf{X}^n)$ が求められる。一旦これらの値が求められると、式(3.22),(3.27),(3.28) から、細菌のまわりの流れの速度ベクトルを計算することができる。

3.3 境界要素法

前節で述べた細長物体理論に基づく数値解析法では、菌体とべん毛の流体力学的な干渉を考慮するために、べん毛上の特異点の菌体に関する鏡像を考えており、菌体は球形であると仮定されている。近年、形状に制限のない純数値的な方法である境界要素法が、細菌の運動の解析のために用いられるようになってきている^{(14),(15)}。

流れの数値解析法の代表的なものとしては、差分法、有限要素法があげられるが、境界要素法は、これらに比べて二つの大きな特長がある。扱う問題の次元を一つ下げて取り扱うことができ、境界のみを要素分割すればよいので、入力データ数と計算時間が短縮される。また、無限遠方での境界条件を解析的に組み込むことで、無限領域を厳密に扱うことができる。これらの特長は、細菌の運動の解析をする上で、大きな利点となる。また、ストークス方程式を扱う場合には、基本解がストークス極としてよく知られている上、領域積分を行う必要もない。このように境界要素法は、細菌の運動解析の有力な道具のひとつである。問題点としては、観察結果との直接比較を行うような計算をしようとするには多くの要素数が必要となり、計算量が多くなることがあげられるが、これは近い将来に解決されることであろう。

3.3.1 境界積分方程式

細菌まわりの流れは、各瞬間において定常ストークス流れとみなすことができると考えられ（付録参照）、基礎方程式として、次の非圧縮性流体の連続の式と運動方程式から対流項を含む非定常項を除いたストークス方程式を用いる。

$$\nabla \cdot \mathbf{u}(\mathbf{x}) = 0 \quad (3.45)$$

$$\nabla^2 \mathbf{u}(\mathbf{x}) = \frac{1}{\mu} \nabla p(\mathbf{x}) \quad (3.46)$$

ここで、 $\mathbf{u}(\mathbf{x})$ は速度ベクトル、 $p(\mathbf{x})$ は圧力、 μ は粘性係数である。

境界条件は、

$$\begin{cases} \mathbf{u}(\mathbf{x}) = \text{細菌表面の速度} & (\text{細菌表面上}) \\ \mathbf{u}(\mathbf{x}) = 0, \quad p(\mathbf{x}) = \text{一様} & (\text{無限遠方}) \end{cases} \quad (3.47)$$

となる。

式(3.45),(3.46) に、ベクトル量 $\mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ とスカラー量 $q(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ を掛けて、流れの領域全体にわたって積分すると、

$$\int \left[\mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \cdot \left\{ \nabla^2 \mathbf{u}(\mathbf{y}) - \frac{1}{\mu} \nabla p(\mathbf{y}) + \nabla (\nabla \cdot \mathbf{u}(\mathbf{y})) \right\} + \frac{q(\mathbf{x}, \mathbf{y})}{\mu} \nabla \cdot \mathbf{u}(\mathbf{y}) \right] d\Omega(\mathbf{y}) = 0 \quad (3.48)$$

となる。ここで、 $\nabla(\nabla \cdot \mathbf{u}(\mathbf{y}))$ は、式(3.45)より常に0となる項で、最終的に得られる境界積分方程式を速度ベクトルとトラクションに関するものにするために付加する。また、 $d\Omega(\mathbf{y})$ は微小領域の体積積分要素である。

部分積分を行った後、ガウスの定理を用いて、領域 Ω での積分を境界 Γ での積分に変換すると、式(3.48)は、

$$\begin{aligned} & \frac{1}{\mu} \int \mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \cdot \mathbf{t}(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) - \frac{1}{\mu} \int \mathbf{u}(\mathbf{y}) \cdot \boldsymbol{\tau}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \\ & + \int \left[\mathbf{u}(\mathbf{y}) \cdot \left\{ \nabla^2 \mathbf{u}(\mathbf{y}) - \frac{1}{\mu} \nabla q(\mathbf{x}, \mathbf{y}) + \nabla (\nabla \cdot \mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y})) \right\} + \frac{1}{\mu} p(\mathbf{y}) \nabla \cdot \mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \right] d\Omega(\mathbf{y}) \\ & = 0 \end{aligned} \quad (3.49)$$

となる。ここで、 $\mathbf{t}(\mathbf{y})$ はトラクションであり、

$$\mathbf{t}_i(\mathbf{y}) = \left\{ -p(\mathbf{y})\delta_{ij} + \mu \left(\frac{\partial u_i(\mathbf{y})}{\partial y_j} + \frac{\partial u_j(\mathbf{y})}{\partial y_i} \right) \right\} n_j(\mathbf{y}) \quad (3.50)$$

と定義する。また、 $\boldsymbol{\tau}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ は、式(3.50)の $\mathbf{u}(\mathbf{y})$ を $\mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ に、 $p(\mathbf{y})$ を $q(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ に置き換えたものである。なお、 $\mathbf{n}(\mathbf{y})$ は、境界 Γ の外向き法線単位ベクトルである。

式(3.49)において、

$$\begin{cases} \nabla^2 \mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) - \frac{1}{\mu} \nabla q(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \left(-\frac{1}{\mu} \delta(\mathbf{x} - \mathbf{y}), 0, 0 \right) \\ \nabla \cdot \mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = 0 \end{cases} \quad (3.51)$$

となる基本解 $\mathbf{v}(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \mathbf{v}_1^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, $q(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = q_1^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ を用いれば、 \mathbf{x} が領域 $\Omega(\mathbf{y})$ の中にある場合には、 $u_1(\mathbf{x})$ が、

$$u_1(\mathbf{x}) = \int \mathbf{v}_1^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) \cdot \mathbf{t}(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) - \int \mathbf{u}(\mathbf{y}) \cdot \boldsymbol{\tau}_1^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \quad (3.52)$$

として得られる。式(3.51)の上側の式の右辺に含まれる $-\delta(\mathbf{x} - \mathbf{y})/\mu$ の位置を、ベクトルの第2および第3成分の位置に移すことによって、同様に、 $u_2(\mathbf{x})$, $u_3(\mathbf{x})$ を求めることができる。

式(3.51)を満足する基本解は、ストークス極を表す

$$\mathbf{v}_{1j}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = \frac{1}{8\pi\mu r} \left(\delta_{1j} + \frac{r_1 r_j}{r^2} \right) \quad (3.53)$$

$$q_j^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = -\frac{r_j}{4\pi r^3} \quad (3.54)$$

である。ここで、 $\mathbf{r} = \mathbf{x} - \mathbf{y}$, $r = |\mathbf{r}|$ である。式(3.50)に式(3.53), (3.54)を代入すると、

$$\tau_{1j}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = -\frac{3}{4\pi r^5} r_1 r_j (\mathbf{r} \cdot \mathbf{n}) \quad (3.55)$$

となり、 $\mathbf{v}_2^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, $\mathbf{v}_3^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, $\tau_2^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$, $\tau_3^*(\mathbf{x}, \mathbf{y})$ についても同様に扱えば、式(3.52)は、

$$u_i(\mathbf{x}) = - \int \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) u_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) + \int v_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) t_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \quad (3.56)$$

となる。

式(3.56)において、観測点の位置ベクトル \mathbf{x} を境界 Γ 上に移動すると、境界積分方程式が得られる。 $\mathbf{v}_i^*(r)$ は、 $O(r^{-1})$ の特異性をもつものに対して、 $\tau_i^*(r)$ は、 $O(r^{-2})$ の特異性をもつので、式(3.56)の右辺第1項は、 $r \rightarrow 0$ のときコーシーの主値として評価する必要がある⁽¹⁶⁾、結局、境界積分方程式は、

$$C_{ij}(\mathbf{x}) u_j(\mathbf{x}) = - \int \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) u_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) + \int v_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) t_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \quad (3.57)$$

となる。ここで、

$$C_{ij}(\mathbf{x}) = \delta_{ij} + \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \int_{\Gamma_\epsilon} \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \quad (3.58)$$

である。

細菌の移動速度が既知の場合には、式(3.57)から、細菌に働く力を求めることができる。

3.3.2 細菌の速度と角速度の解析

細菌の運動を解析する際には、細菌の移動速度は未知なので、次のように細菌表面の速度境界条件を満足させる。図3.4に示すように、べん毛の付け根の点 O_1 を原点とする位置ベクトルを \mathbf{y} とする。点 O_1 にあるべん毛モータの回転角速度ベクトルを $\boldsymbol{\omega}$ とし、点 O_1 の並進速度ベクトルを \mathbf{U}_1 、点 O_1 のまわりの菌体の角速度ベクトルを $\boldsymbol{\Omega}_1$ とすると、境界条件は菌体表面とべん毛表面で、

$$\mathbf{u}(\mathbf{y}) = \begin{cases} \mathbf{U}_1 + \boldsymbol{\Omega}_1 \times \mathbf{y} & (\text{菌体上}) \\ \mathbf{U}_1 + (\boldsymbol{\Omega}_1 + \boldsymbol{\omega}) \times \mathbf{y} & (\text{べん毛上}) \end{cases} \quad (3.59)$$

となる。

式(3.43), (3.44)と同様に、細菌が自己推進しており、かつ慣性力が無視できることから、各瞬間において外部から細菌に加えられる力と力のモーメントの釣り合いを考えると、

$$- \int \mathbf{t}(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) = 0 \quad (3.60)$$

$$- \int \mathbf{y} \times \mathbf{t}(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) = 0 \quad (3.61)$$

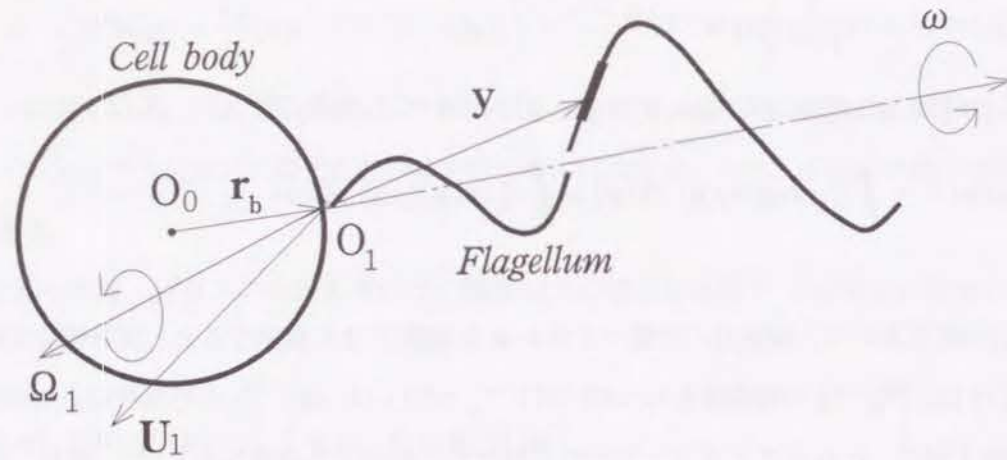


図 3.4: 細菌モデルの模式図

が成立する。

式 (3.59) において、べん毛モータの回転角速度ベクトル ω を与え、式 (3.57) を用いると、式 (3.60), (3.61) は未知数 U_1, Ω_1 についての6つの連立方程式になり、これを解くことで U_1, Ω_1 が求められる。なお、菌体中心 O_0 の並進速度ベクトル U_0 、菌体の角速度ベクトル Ω_0 と U_1, Ω_1 の間には、

$$U_0 = U_1 + r_b \times \Omega_1 \quad (3.62)$$

$$\Omega_0 = \Omega_1 \quad (3.63)$$

の関係がある。

3.3.3 離散化

式 (3.57) の積分を N 個の境界要素上の積分に離散化すると、

$$C_{ij}(\mathbf{x})u_j(\mathbf{x}) = -\sum_{l=1}^N \int_{\Gamma_l} \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) u_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) + \sum_{l=1}^N \int_{\Gamma_l} v_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) t_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) \quad (3.64)$$

となる。本研究では、面積要素に8節点四角形二次アイソパラメトリック要素を、一部で一次要素としての扱いを含めて用いている。

要素面内の任意の点の位置ベクトル \mathbf{y} 、速度ベクトル $\mathbf{u}(\mathbf{y})$ 、トラクション $\mathbf{t}(\mathbf{y})$ を、図 3.5に示されるような要素面内の局所座標系 $\xi = (\xi_1, \xi_2)$ を用いて定義された形状関数 $\phi(\xi_1, \xi_2)$ と節点でのそれぞれの値の線形結合によって、次のような同じ形に表す。

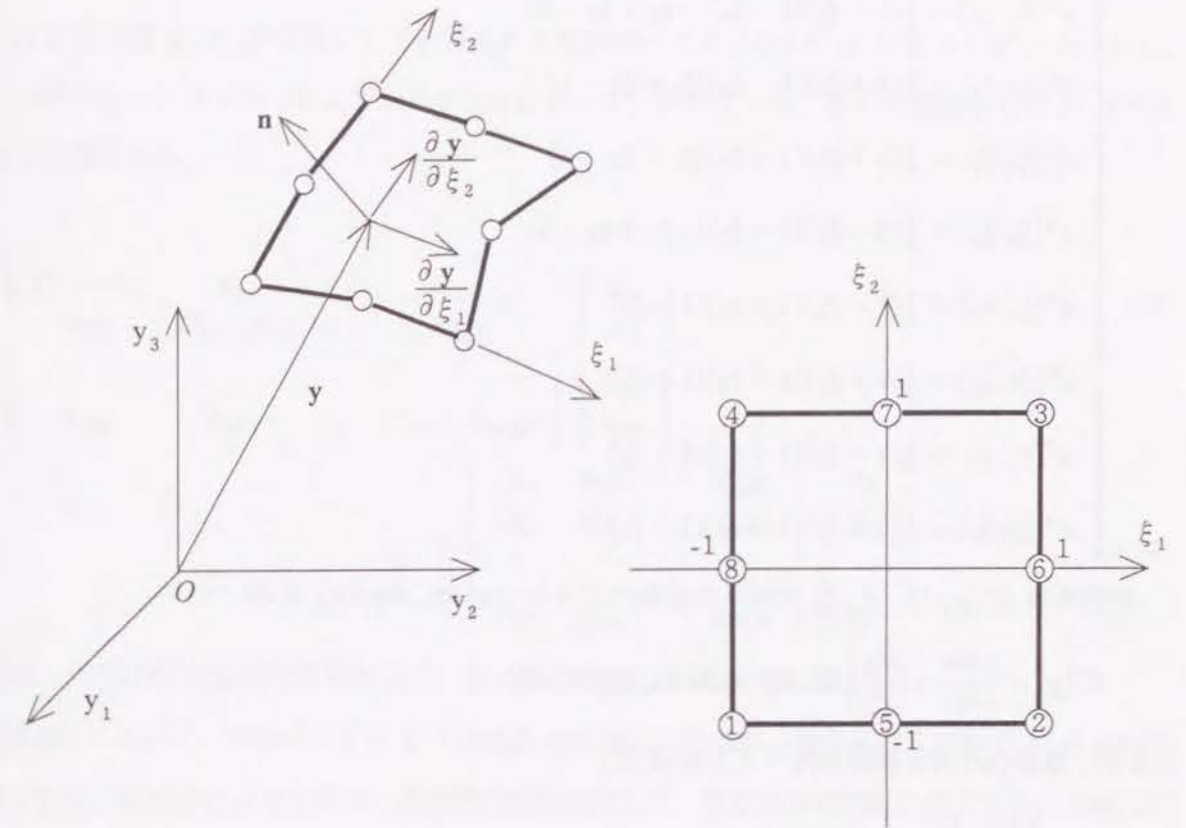


図 3.5: 四角形要素と局所座標系

$$\mathbf{y}(\xi) = \sum_{k=1}^8 \phi^k(\xi) \mathbf{y}^k \quad (3.65)$$

$$\mathbf{u}(\xi) = \sum_{k=1}^8 \phi^k(\xi) \mathbf{u}^k \quad (3.66)$$

$$\mathbf{t}(\xi) = \sum_{k=1}^8 \phi^k(\xi) \mathbf{t}^k \quad (3.67)$$

ただし、上添字 k は、 k 番目の節点の値であることを示す。形状関数 $\phi(\xi_1, \xi_2)$ ⁽¹⁷⁾ は、次のように与えている。

$$\left\{ \begin{array}{l} \phi^1(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1-\xi_1)(1-\xi_2)(-\xi_1-\xi_2-1) \\ \phi^2(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1+\xi_1)(1-\xi_2)(\xi_1-\xi_2-1) \\ \phi^3(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1+\xi_1)(1+\xi_2)(\xi_1+\xi_2-1) \\ \phi^4(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1-\xi_1)(1+\xi_2)(-\xi_1+\xi_2-1) \\ \phi^5(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{2}(1-\xi_1)(1+\xi_1)(1-\xi_2) \\ \phi^6(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{2}(1+\xi_1)(1-\xi_2)(1+\xi_2) \\ \phi^7(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{2}(1-\xi_1)(1+\xi_1)(1+\xi_2) \\ \phi^8(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{2}(1-\xi_1)(1-\xi_2)(1+\xi_2) \end{array} \right. \quad (3.68)$$

面積要素 $d\Gamma(\mathbf{y})$ は、 ξ_1, ξ_2 方向への接線ベクトル $\partial \mathbf{x} / \partial \xi_1, \partial \mathbf{x} / \partial \xi_2$ を用いて、

$$d\Gamma(\mathbf{y}) = \left| \frac{\partial \mathbf{x}}{\partial \xi_1} \times \frac{\partial \mathbf{x}}{\partial \xi_2} \right| d\xi_1 d\xi_2 = |\mathbf{G}(\xi_1, \xi_2)| d\xi_1 d\xi_2 \quad (3.69)$$

となり、要素の外向き法線単位ベクトル \mathbf{n} は、

$$\mathbf{n} = \frac{\mathbf{G}(\xi_1, \xi_2)}{|\mathbf{G}(\xi_1, \xi_2)|} \quad (3.70)$$

となる。

これらの式を用いると、式(3.64)の右辺の積分は、

$$\begin{aligned} \int_{\Gamma_l} \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) u_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) &= \int_{-1}^1 \int_{-1}^1 \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \xi) \left(\sum_{k=1}^8 \phi^k(\xi) u_j^k \right) |\mathbf{G}(\xi)| d\xi_1 d\xi_2 \\ &= \sum_{k=1}^8 \left(\int_{-1}^1 \int_{-1}^1 \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \xi) \phi^k(\xi) |\mathbf{G}(\xi)| d\xi_1 d\xi_2 \right) u_j^k \end{aligned} \quad (3.71)$$

$$\begin{aligned} \int_{\Gamma_l} v_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) t_j(\mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) &= \int_{-1}^1 \int_{-1}^1 v_{ij}^*(\mathbf{x}, \xi) \left(\sum_{k=1}^8 \phi^k(\xi) t_j^k \right) |\mathbf{G}(\xi)| d\xi_1 d\xi_2 \\ &= \sum_{k=1}^8 \left(\int_{-1}^1 \int_{-1}^1 v_{ij}^*(\mathbf{x}, \xi) \phi^k(\xi) |\mathbf{G}(\xi)| d\xi_1 d\xi_2 \right) t_j^k \end{aligned} \quad (3.72)$$

と変形できる。本研究では、積分点 10 点を用いる Gauss の積分公式⁽¹²⁾を二方向組み合わせ、式(3.71), (3.72) の面積積分を、各要素毎に 100 点の積分点を設けて数値的に積分している。

いま、 M 個の全ての節点に通し番号をつけ、式(3.64)を節点の値 $\mathbf{u}_i, \mathbf{t}_i$ についての式に書き直すと、

$$\mathbf{C}_i \mathbf{u}_i + \sum_{j=1}^M \mathbf{h}_{ij} \mathbf{u}_j = \sum_{j=1}^M \mathbf{g}_{ij} \mathbf{t}_j \quad (3.73)$$

とすることができる。ここで、 $\mathbf{h}_{ij}, \mathbf{g}_{ij}$ は、式(3.64)において、観測点が節点 i であるときの、節点 j における節点値 $\mathbf{u}_j, \mathbf{t}_j$ の係数として計算される値をすべて加え合わせた 3 行 3 列の行列である。観測点の節点番号を 1 から M まで動かすことによって、次のような、各々 3 成分をもつ M 本の連立方程式が得られる。

$$\begin{aligned} \begin{bmatrix} \mathbf{C}_1 + \mathbf{h}_{11} & \mathbf{h}_{12} & \cdots & \mathbf{h}_{1M} \\ \mathbf{h}_{21} & \mathbf{C}_2 + \mathbf{h}_{22} & \cdots & \mathbf{h}_{2M} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{h}_{M1} & \mathbf{h}_{M2} & \cdots & \mathbf{C}_M + \mathbf{h}_{MM} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{u}_1 \\ \mathbf{u}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{u}_M \end{bmatrix} \\ = \begin{bmatrix} \mathbf{g}_{11} & \mathbf{g}_{12} & \cdots & \mathbf{g}_{1M} \\ \mathbf{g}_{21} & \mathbf{g}_{22} & \cdots & \mathbf{g}_{2M} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{g}_{M1} & \mathbf{g}_{M2} & \cdots & \mathbf{g}_{MM} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{t}_1 \\ \mathbf{t}_2 \\ \vdots \\ \mathbf{t}_M \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (3.74)$$

以下では、式(3.74)の右辺の行列を $[\mathbf{G}]$ 、左辺の行列を $[\mathbf{H}]$ と表すことにする。

式(3.64)において、位置ベクトル \mathbf{x} で示される観測点の節点が、積分を行う要素 Γ_l に含まれている場合には、式(3.53), (3.54) などの基本解の特異性のため、数値積分の精度が低下する。これらの積分は、 $[\mathbf{G}], [\mathbf{H}]$ の対角部分に相当しており、本研究では、これらを以下のように取り扱う。

まず、 $O(r^{-1})$ の特異性をもつ \mathbf{v}_i^* を含んだ $[\mathbf{G}]$ の対角部分の積分は、Lachat ら⁽¹⁸⁾のサブ要素への分割を参考にし扱う。図 3.6 に示すように、積分する要素を観測点の節点を頂点とする、2 または 3 の三角形に分割する。これらの三角形の頂点のうち、観測点を P_1 とし、他の二つの頂点を P_2, P_3 とする。この三角形上の任意の点は、 ξ 座標系の位置ベクトル $\xi = (\xi_1, \xi_2)$ を使って表すことができる。これを、図 3.7 に示すような η 座標系のベクトル $\eta = (\eta_1, \eta_2)$ に写像する。 ξ 座標系の点 P_1 は、 η 座標系の線分 $Q_1 Q_2$ に写像され、点 P_2, P_3 はそれぞれ、点 Q_3, Q_4 に写像される。これにより、 \mathbf{v}_i^* の $O(r^{-1})$ の特異性を取り除くことができる。

ξ^k を点 P_k の位置ベクトルとすると、 η 座標系での一次の形状関数⁽¹⁷⁾を使うと、任意の位置ベクトル ξ は、

$$\begin{aligned} \xi &= \frac{1}{4}(1-\eta_1)(1-\eta_2)\xi^1 + \frac{1}{4}(1+\eta_1)(1-\eta_2)\xi^1 \\ &\quad + \frac{1}{4}(1+\eta_1)(1+\eta_2)\xi^2 + \frac{1}{4}(1-\eta_1)(1+\eta_2)\xi^3 \\ &= \sum_{k=1}^3 \psi^k(\eta) \xi^k \end{aligned} \quad (3.75)$$

となる。ただし、

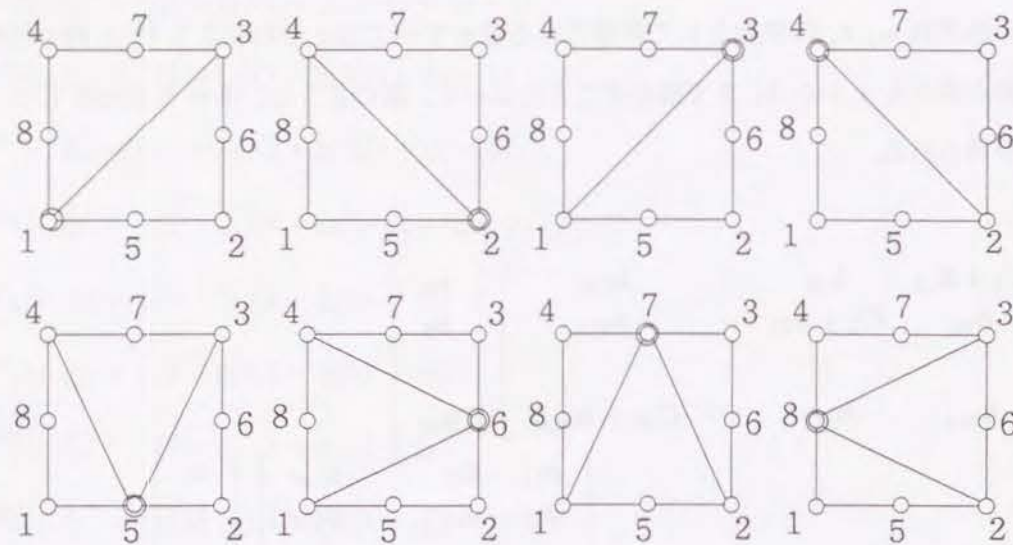


図 3.6: サブ要素への分割 (二重丸を付けた節点が観測点)

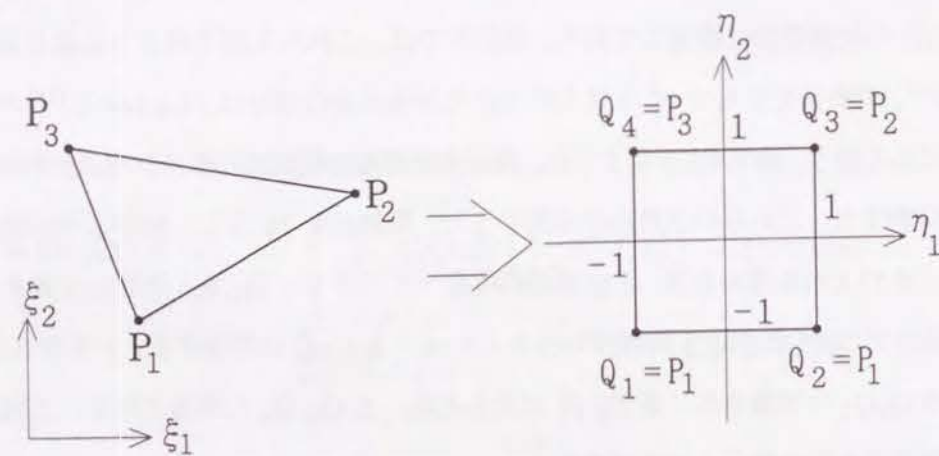


図 3.7: ξ 座標系から η 座標系への写像

$$\begin{cases} \psi^1(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{2}(1 - \eta_2) \\ \psi^2(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1 + \xi_1)(1 + \xi_2) \\ \psi^3(\xi_1, \xi_2) = \frac{1}{4}(1 - \xi_1)(1 + \xi_2) \end{cases} \quad (3.76)$$

である。これにより、点 P_1 を原点とする位置ベクトルは、

$$\mathbf{r} = \boldsymbol{\xi} - \boldsymbol{\xi}^1 = \frac{1}{2}(1 + \eta_2) \sum_{k=1}^3 \Psi^k(\boldsymbol{\eta}) \boldsymbol{\xi}^k = \frac{1}{2}(1 + \eta_2) \mathbf{R} \quad (3.77)$$

と表すことができる。ただし、

$$\begin{cases} \Psi^1(\boldsymbol{\eta}) = -1 \\ \Psi^2(\boldsymbol{\eta}) = \frac{1}{2}(1 + \eta_1) \\ \Psi^3(\boldsymbol{\eta}) = \frac{1}{2}(1 - \eta_1) \end{cases} \quad (3.78)$$

である。したがって、 $O(r^{-1})$ の特異性をもつ ξ 座標系での積分を η 座標系に写像すると、

$$\begin{aligned} \frac{1}{r} d\xi_1 d\xi_2 &= \frac{1}{r} \left| \frac{\partial \boldsymbol{\xi}}{\partial \eta_1} \times \frac{\partial \boldsymbol{\xi}}{\partial \eta_2} \right| d\eta_1 d\eta_2 \\ &= \frac{1}{|\mathbf{R}|} \left| \frac{\partial \mathbf{R}}{\partial \eta_1} \times \sum_{k=1}^3 \frac{\partial}{\partial \eta_2} \Psi^k(\boldsymbol{\eta}) \boldsymbol{\xi}^k \right| d\eta_1 d\eta_2 \end{aligned} \quad (3.79)$$

となり、 $r \rightarrow 0$ のとき、 $\eta_2 \rightarrow -1$ となるが、 $|\mathbf{R}|$ には η_2 が含まれていないので、 $|\mathbf{R}| \rightarrow 0$ とはならず、特異性が除かれる。

$[H]$ の対角部分は、 $O(r^{-2})$ の特異性をもつ τ_i^* を含んでおり、コーシーの主値として評価する必要がある。ここでは、それを避け、無限遠方も含めて全ての境界が一様な速度で移動しているときには、境界上に働くトラクションが 0 になるという条件から、

$$C_{ij} + \int \tau_{ij}^*(\mathbf{x}, \mathbf{y}) d\Gamma(\mathbf{y}) - \delta_{ij} = 0 \quad (3.80)$$

が成り立つ⁽¹⁶⁾ことを利用して、

$$\mathbf{C}_i + \mathbf{h}_{ii} = \mathbf{I} - \sum_{j=1(j \neq i)}^M \mathbf{h}_{ij} \quad (3.81)$$

として求めている。

3.3.4 要素分割と解析精度の検討

境界要素法による数値解析の精度の検証のため、まず、菌体を模擬する偏長回転楕円体に働く力と力のモーメントの解析を行い、理論値⁽²⁾と比較する。菌体の要素分割は、図 3.8 に示すように、偏長回転楕円体の表面を 8 等分し、それをさらに 3 要素ずつに分割した計 24 要素からなっており、その節点数は 74 である。

偏長回転楕円体の中心の速度ベクトル \mathbf{U} と角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}$ を用いて、力の係数 C_F と力のモーメントの係数 C_M を以下のように定義する。

$$C_{Fi} = \frac{F_i}{6\pi\mu c U_i} \quad (3.82)$$

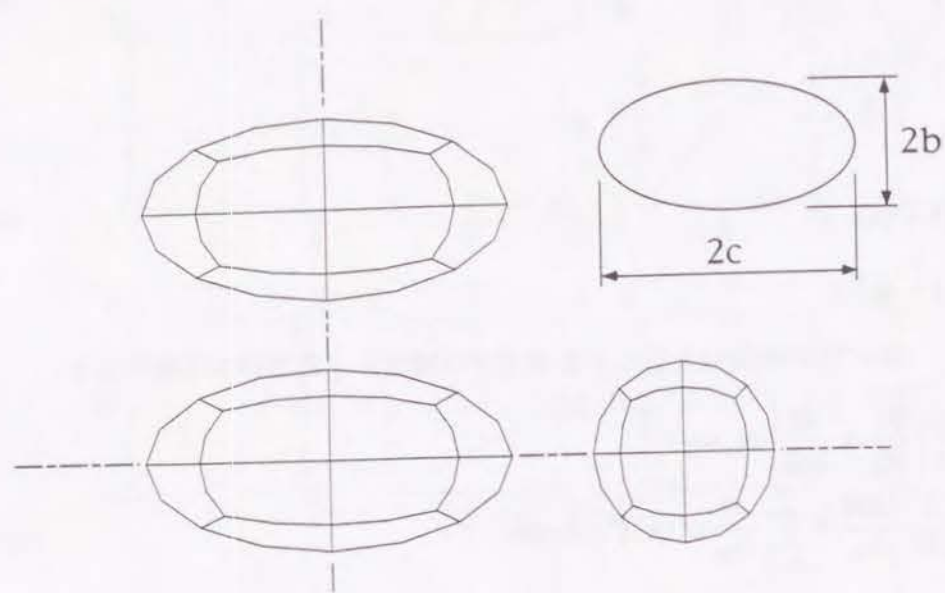


図 3.8: 菌体の境界要素モデル

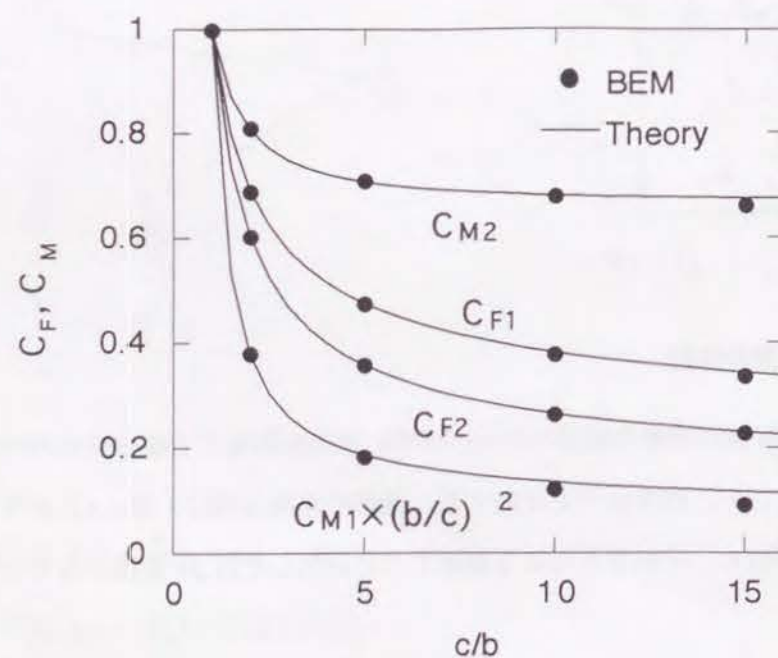


図 3.9: 回転楕円体の力および力のモーメントの係数

$$C_{Mi} = \frac{M_i}{8\pi\mu b^2 c \Omega_i} \quad (3.83)$$

ここで、 b, c は、偏長回転楕円体の短径および長径であり、 F, M は偏長回転楕円体に働く力およびその中心のまわりの力のモーメントである。また、添字 $i=1$ は短径方向、 $i=2$ は長径方向の成分であることを示す。

図 3.9 は、偏長比 c/b に対する力および力のモーメントの係数の変化を示したものである。 $c/b=10$ 程度まで、本解析の結果 (BEM) と理論値はよく一致しており、いまの要素分割数 24 は、偏長比が 10 程度までの楕円体に働く力と力のモーメントの解析には十分であることがわかる。菌体が球形のとき、すなわち $c/b=1$ のときの誤差は、どの係数についても約 0.3% である。

次に、菌体と同様の解析を、ペン毛の素形状に対して行う。ペン毛の素形状として、図 3.10 に示すような二種類のモデルを用いる。ひとつは、短径 a の偏長回転楕円体 (モデル A) であり、もうひとつは、両端を球形にした半径 a の円柱 (モデル B) である。いずれも側面は周方向に 3 要素、長手方向に 20 または 40 の要素 (以下、節と呼ぶ) に分割している。節点数は、長手方向への分割数に応じて 200 または 380 である。モデル A の両端部の要素の長手方向への長さは、楕円の短径 a と等しくなっており、残りの部分は同じ長さの節に分割してある。また、モデル B は、同じ長さの節に分割した円柱であり、両端部は半径 a の半球形になっている。モデル A、B ともに長さは L である。後の解析で用いる螺旋形のペン毛は、これらの素形状を変形させて形成する。

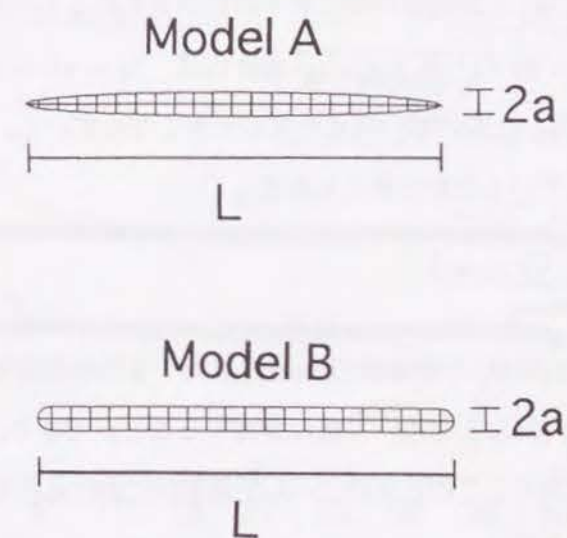


図 3.10: ペン毛の素形状の境界要素モデル

偏長比 $L/(2a)$ と力の係数 C_F の関係を図 3.11 に示す。図中の実線は、モデル A に対する理論値

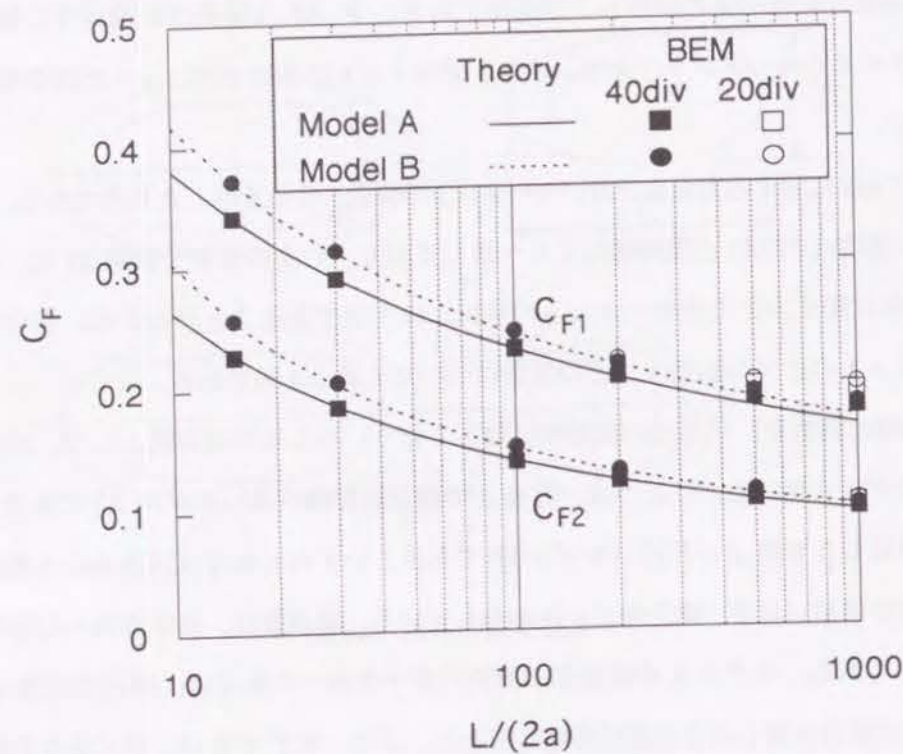


図 3.11: 偏長楕円体 (Model A) と円柱 (Model B) の力の係数

(2)であり、破線は、モデル B に対する $L/(2a) \gg 1$ の場合の理論値⁽⁵⁾である。 $L/(2a)$ の値が大きくなると、本解析結果 (BEM) と理論値の間に若干の差が見られるものの、両者はよく一致している。長手方向への分割数 $M = 20$ のとき $L/(2a) = 200$ 程度、 $M = 40$ のとき $L/(2a) = 500$ 程度よりも大きくなると、とくに C_{F1} において、両者の差が大きくなっていく。これは、要素が細長くなることで、解析精度が低下しているためと考えられる。

$$\Delta C_F = \frac{|C_{FBEM} - C_{FTheory}|}{C_{FTheory}} \quad (3.84)$$

で定義される本解析結果 (BEM) の理論値 (Theory) に対する相対誤差を種々の M について調べると、図 3.12 に示すように、 $L/(2aM)$ を用いて概ね整理することができる。後の解析には $L/(2aM) = 6$ の螺旋形べん毛を用いており、このときの、べん毛素形状における相対誤差は、モデル A、モデル B ともに最大 1.5 % 程度である。

各節の速度 u とそこに働く力 dF から得られる、無次元粘性抵抗係数を次のように定義する。

$$C_T = \frac{dF_T}{\mu u_T ds} \quad (3.85)$$

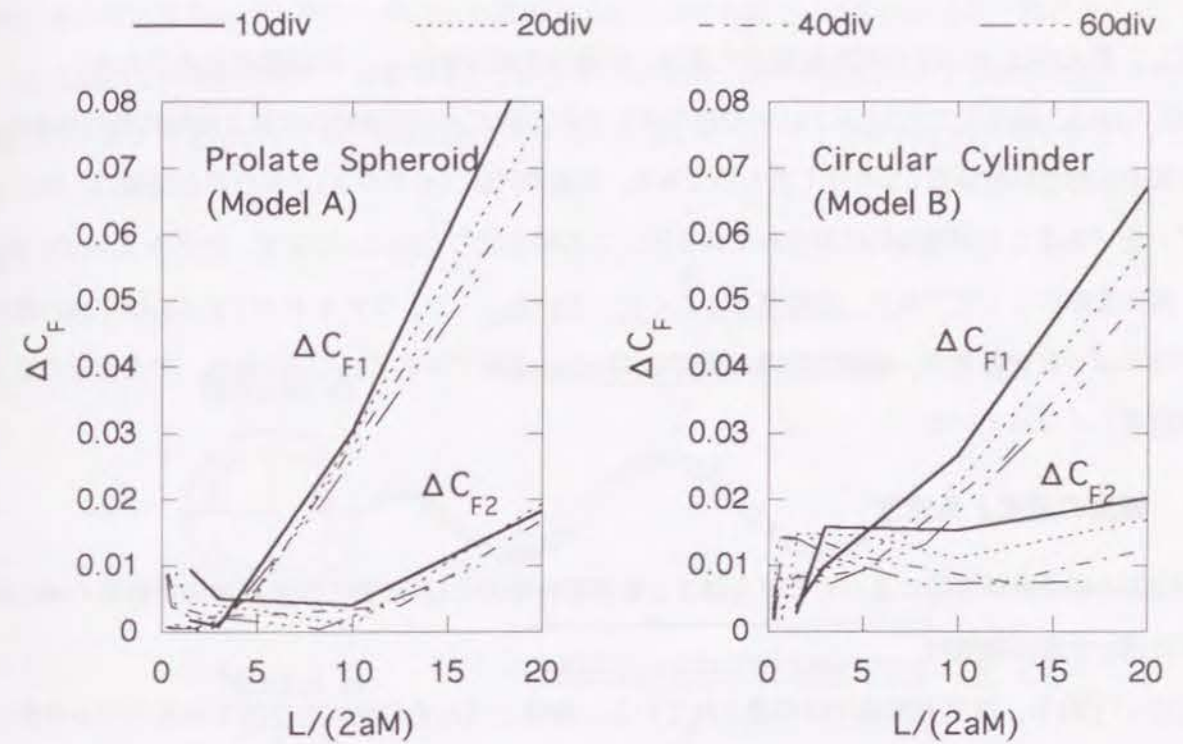


図 3.12: 相対誤差

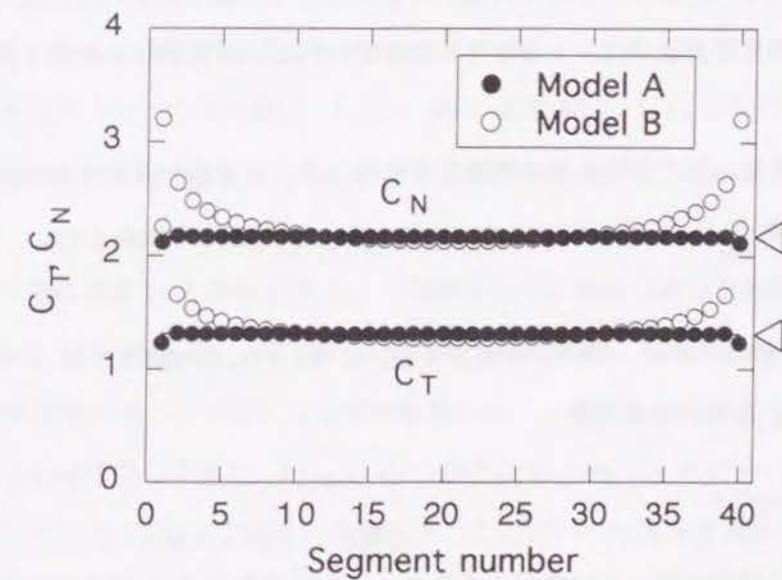


図 3.13: 細長物体上の局所粘性抵抗係数の分布 ($L/(2a) = 100$)

$$C_N = \frac{dF_N}{\mu u_N ds} \quad (3.86)$$

ただし、添え字 T, N はそれぞれ接線方向成分、法線方向成分を示し、 ds は節の長さである。

図 3.13 は、偏長比 $L/(2a)$ が 100 の場合の両モデルの節ごとの局所的な接線方向粘性抵抗係数 C_T と法線方向粘性抵抗係数 C_N を示したものである。回転楕円体 (モデル A) の粘性抵抗係数は、節によらず一定であることが理論的に示されており⁽²⁾、この値を図の右端に \triangleleft で示す。モデル A の C_T, C_N は、端部を除いて一定であり、理論値ともよく合っている。一方、モデル B の C_T, C_N は中央の節付近ではほぼ一定であるが、端部で急激に増加している。両モデルの C_T, C_N の値は、中央付近の節ではほぼ等しくなっている。

3.4 細菌の速度と角速度

3.2 節の細長物体理論に基づくモデルによる数値解析法および 3.3 節の境界要素法を細菌の運動の解析に用いた際の特徴は、

(1) いずれも、抵抗力理論では考慮されていない菌体とべん毛の流体力学的な相互作用が考慮されている。

(2) 細長物体理論に基づく方法では、べん毛部分のみを長さ方向に一次的に離散化するので、細菌表面全体を離散化する境界要素法と比べて計算量が少ない。

(3) 細長物体理論に基づく方法では、流れに対する菌体の鏡像としての影響を解析的に扱うため、球形の菌体以外は扱いにくい。また、べん毛の微小長さ部分同士の流体力学的な相互作用が近似的に扱われている。一方、境界要素法では、十分な要素数を用いれば、任意形状の細菌を扱うことができる。

ということであり、計算量の面では細長物体理論による方法が、精度面では境界要素法が優れているものと考えられる。本節では、両者を用いて細菌の速度および角速度の解析を行い、結果の比較を行う。

他の解析結果との比較のために、菌体を球形とする。また、べん毛の螺旋半径 α を、最大螺旋半径 α_0 と螺旋の回転角 φ を用いて、

$$\alpha = \alpha_0 \{1 - \exp(-\varphi^2)\} \quad (3.87)$$

と表し、菌体と滑らかに接合するようにする。さらに、べん毛の長さ L と菌体の半径 r_b の比 L/r_b とべん毛螺旋のピッチ角 β 、および r_b とべん毛の半径 a の比 r_b/a を一定として、べん毛の巻き数 n を変化させた場合について調べる。

図 3.14 に、菌体が球形でべん毛巻き数 $n = 2$ のときの境界要素法による解析のための要素分割の様子を示す。なお、べん毛モータのある菌体とべん毛の接合部で、両者の接点を一致させると、式 (3.64) において特異性が現れ、解を得ることができないため、両者の間に隙間を設けてある。この隙間を $a/5 \sim a$ まで変化させても、結果はほとんど変わらないので、ここでは $a/2$ の隙間を設けている。

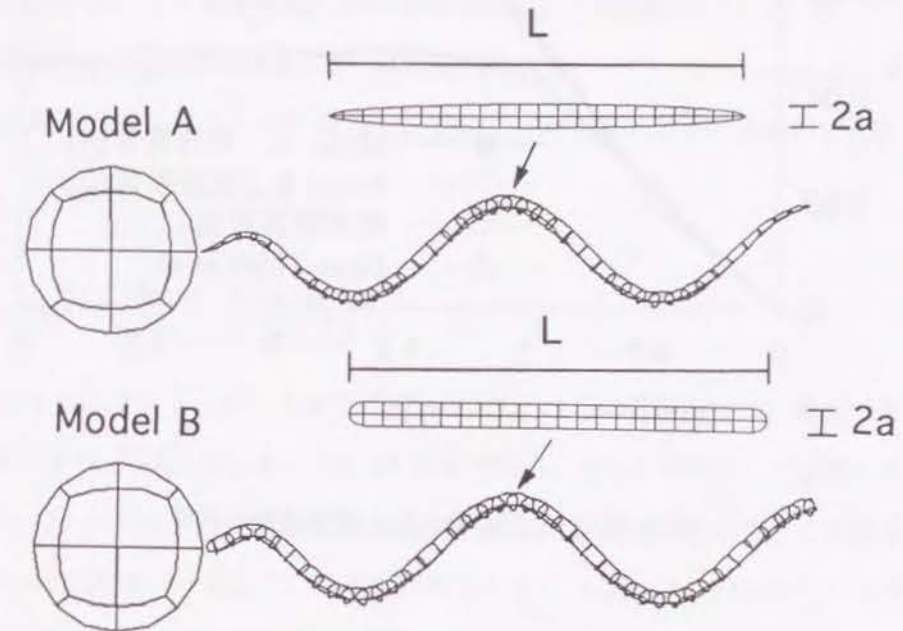


図 3.14: 細菌の境界要素モデル

解析の条件は、 $L/r_b = 10$ または $L/r_b = 5$ 、 $\beta = 45^\circ$ 、 $r_b/a = 50$ である。境界要素法による解析では、べん毛長手方向への節の数は、 $L/r_b = 10$ のとき 40、 $L/r_b = 5$ のとき 20 とした。いずれの場合も、 $L/(2aM)$ の値は約 6 である。細長物体理論による解析では、べん毛の分割数 M を 60 としている。

図 3.15 にべん毛の巻き数 n と推進速度 U_m の関係を示す。速度は菌体を固定したときの螺旋波の伝播速度 V で無次元化してある。図には、モデル A、モデル B として示される境界要素法による解析結果と細長物体理論に基づく方法による解析結果の他に、境界要素法による Phan-Thien ら⁽¹⁴⁾ の数値解析結果も合わせて示してある。 $L/r_b = 10$ の場合にも $L/r_b = 5$ の場合にも、これらの結果は、非常によく一致している。Phan-Thien らの結果と、ここで行った境界要素法による解析結果のわずかな差異は、彼らが一定要素を用いているのに対して、本解析では二次要素を使っていることと、要素分割数の違いによるものと考えられる。

モデル A とモデル B の U_m の差はほとんどなく、解析にあたっては、どちらのモデルを用いても

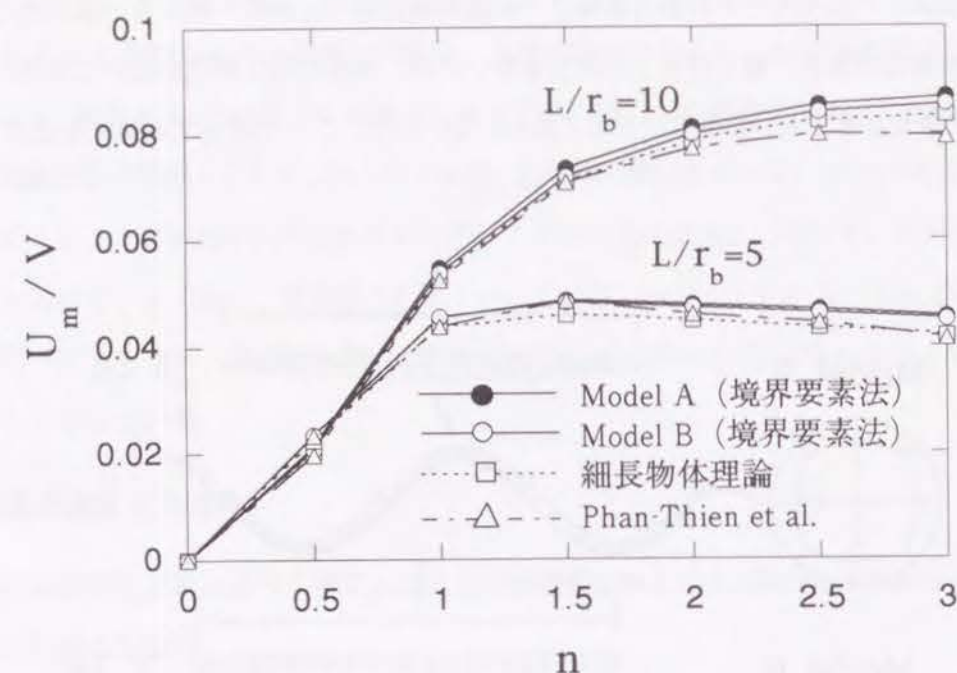


図 3.15: ペン毛の巻き数と推進速度の関係

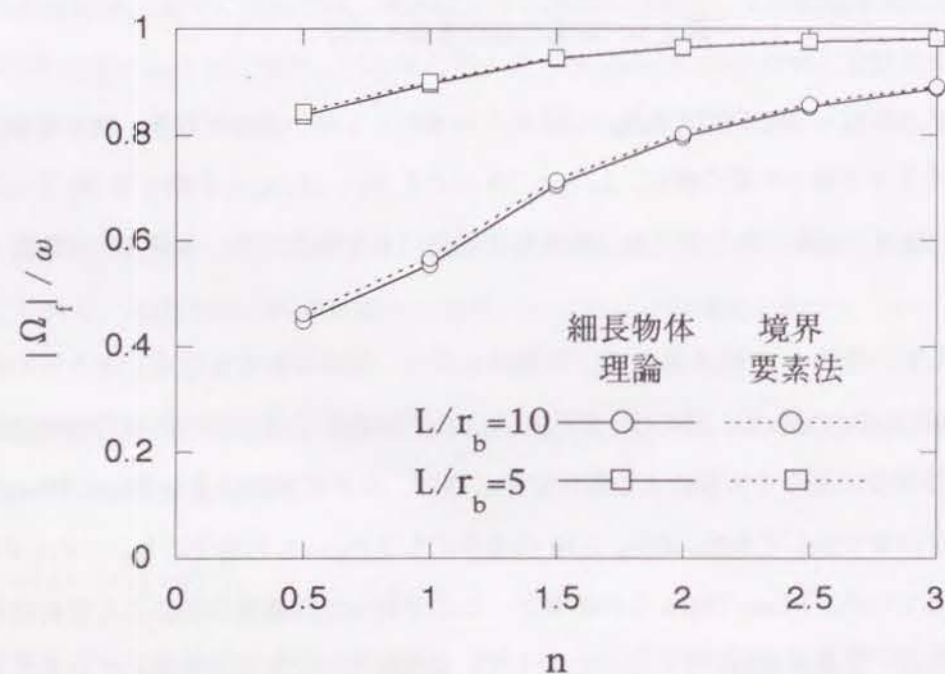


図 3.16: ペン毛の巻き数と回転角速度の絶対値の関係

良いと考えられる。第4章では抵抗力理論に用いられる粘性抵抗係数の検討を行うが、抵抗力理論による解析では、回転楕円体などの抵抗係数を参考にして、一般にペン毛全長にわたって一定の粘性抵抗係数が用いられていることから、ここでは以後の解析に、ペン毛に沿った粘性抵抗係数の変化が緩やかなモデル A を用いる。

ペン毛の回転角速度の絶対値 $|\Omega_f|$ の変化の様子を図 3.16 に示す。推進速度 U_m と同様に、 $|\Omega_f|$ についても境界要素法による解析結果と細長物体理論による解析結果はよく一致している。

細長物体理論に基づく方法によって得られた菌体の速度ベクトルを U_{0SBT} とし、境界要素法によって得られた菌体の速度ベクトルを U_{0BEM} として、両者の大きさと方向のずれを、

$$\Delta|U_0| = \frac{||U_{0SBT}| - |U_{0BEM}||}{|U_{0BEM}|} \quad (3.88)$$

$$\phi(U_0) = \cos^{-1} \left(\frac{U_{0SBT} \cdot U_{0BEM}}{|U_{0SBT}| |U_{0BEM}|} \right) \quad (3.89)$$

と定義する。図 3.17 に示すように、大きさのずれ $\Delta|U_0|$ はこの範囲内では、最大でも 8% 未満である。また、方向のずれ $\phi(U_0)$ は、最大でも 4° 未満である。また、同様にして定義したペン毛の回転角速度ベクトル Ω_f の大きさと方向のずれ $\Delta|\Omega_f|$, $\phi(\Omega_f)$ を図 3.18 に示す。この場合、ペン毛巻き数 n が増すにつれて両者が一致していく傾向が見られる。 $\Delta|\Omega_f|$ は 3% 以下、 $\phi(\Omega_f)$ は 0.7° 未満であり、細長物体理論による解析結果は境界要素法による解析結果によく一致している。

図 3.19、図 3.20 に細菌の螺旋軌跡のピッチ Λ と螺旋軌跡の半径 h の変化の様子を示す。条件が一致していないので、直接比較することはできないが、図 2.23 に示す抵抗力理論による解析結果と定性的な傾向は合っている。

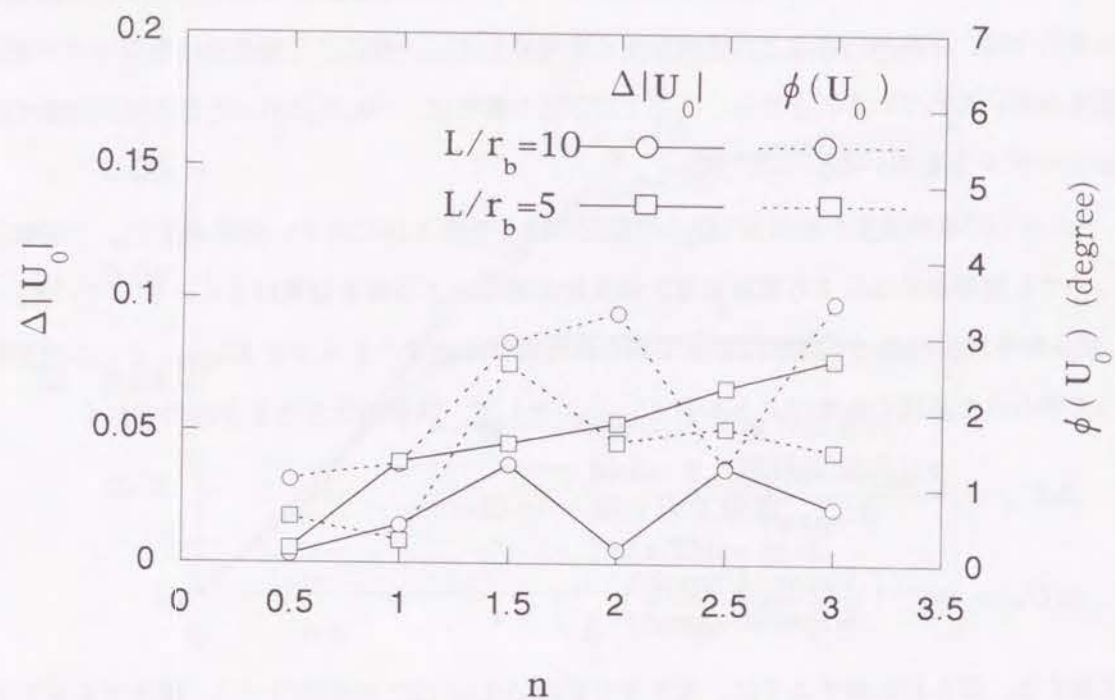


図 3.17: 細菌の速度ベクトルのずれ

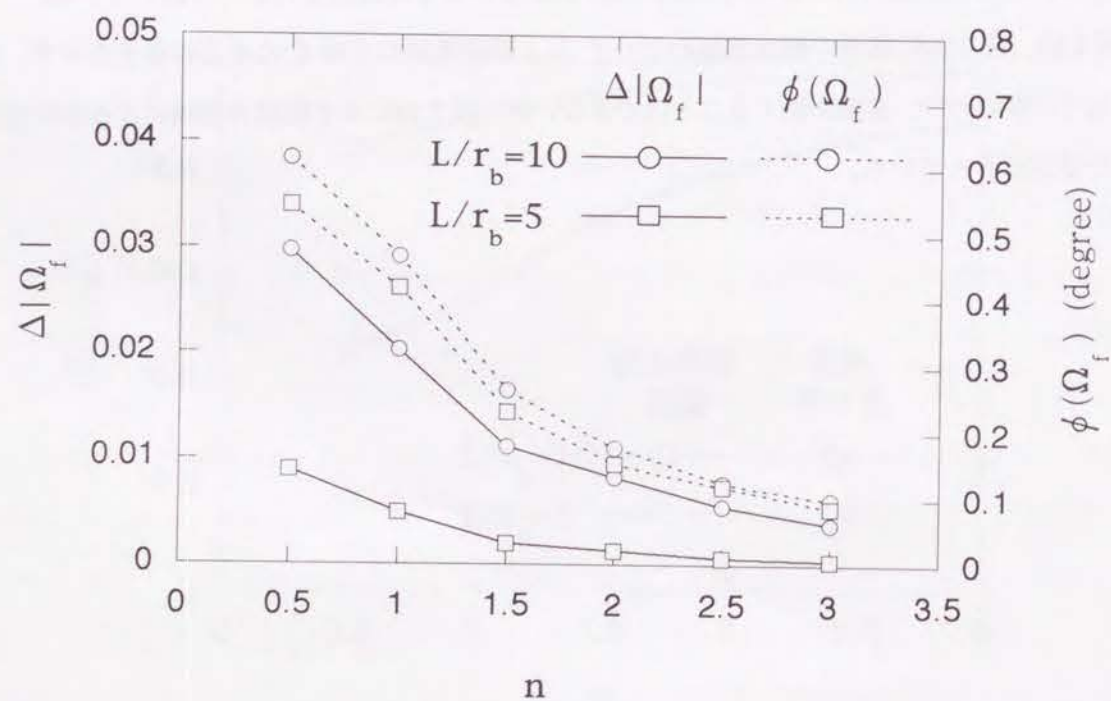


図 3.18: べん毛の回転角速度ベクトルのずれ

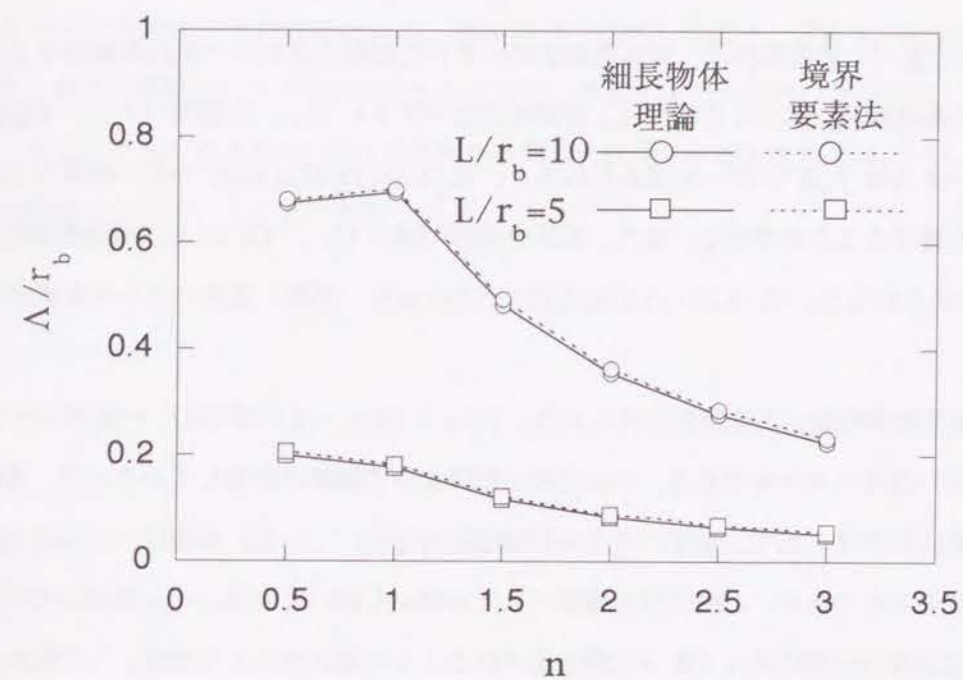


図 3.19: べん毛の巻き数と細菌の螺旋軌跡のピッチの関係

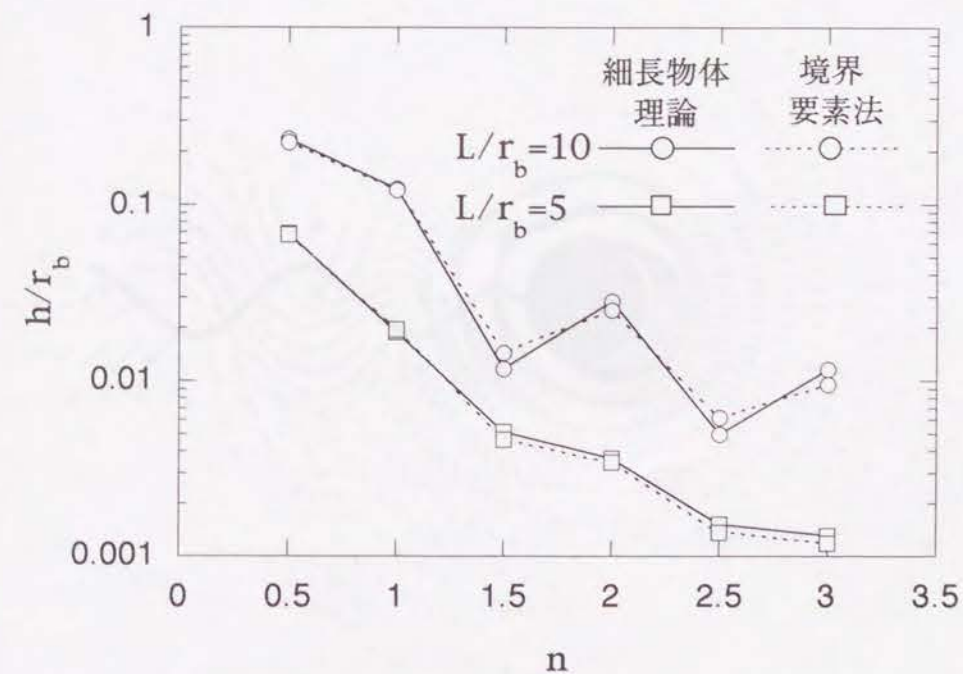


図 3.20: べん毛の巻き数と細菌の螺旋軌跡の半径の関係

3.5 細菌のまわりの流れ

細長物体理論に基づく数値解析法、境界要素法のいずれも細菌のまわりの流れを解析することが可能である。細長物体理論に基づく方法では、菌体の速度ベクトル U_0 、角速度ベクトル Ω_0 およびペン毛上のストークス極 $f(\mathbf{X}^n)$ が一旦求められると、式(3.22),(3.27),(3.28) から、細菌のまわりの速度ベクトルを計算することができる。また、境界要素法では、 U_0 、 Ω_0 および細菌表面のトラクション $t(\mathbf{y})$ が求められると、式(3.59),(3.62),(3.63),(3.64) から、同様に速度ベクトルを求めることができる。

図 3.21 は、細長物体理論による解析で得られた、 $L/r_b = 10, n = 2$ の場合の、ペン毛モータの回転軸を含む平面内の速度ベクトルである。ペン毛の回転によって細菌は前進しているので、菌体の周りではその運動に引きずられて、速度ベクトルがほぼ前方を向いている。細菌は、ペン毛の螺旋軸方向以外の速度成分ももつため、この部分の速度ベクトルは少し傾いている。ペン毛部分では、ペン毛の回転に伴う螺旋波の伝播によって後方に押し出されるような流れが生じており、この流れが推進力を生み出している。また、細菌運動に伴う流れは、一個体分程度離れると非常に遅くなることがわかる。

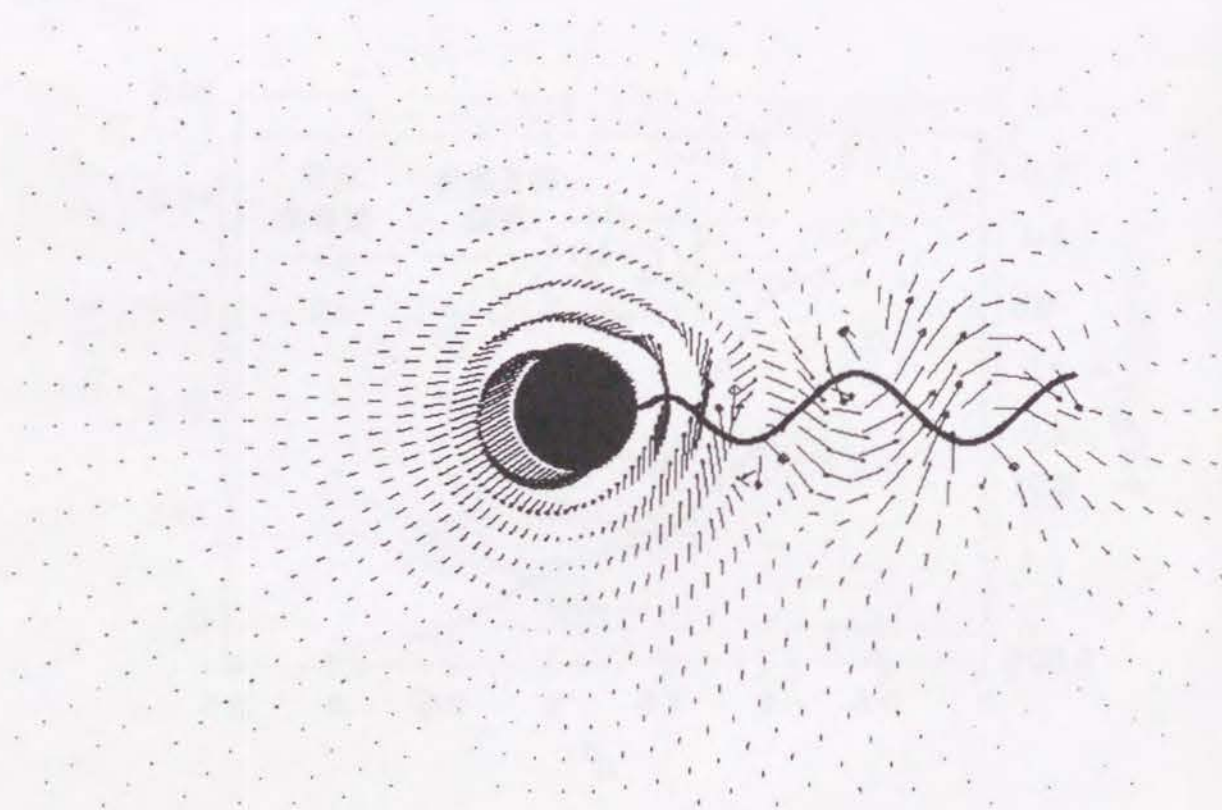


図 3.21: 細菌のまわりの流れの速度ベクトル (ペン毛の螺旋軸に平行な平面)

図 3.22 は、ペン毛の螺旋軸に垂直な平面上の点における速度ベクトルである。ベクトルを示す図は細菌を後ろから見たものであり、菌体を省略してペン毛のみが描いてある。ペン毛部分で発生する力のモーメントを釣り合わせるために、菌体部分ではペン毛部分と逆向きの回転をした流れが生じている。菌体の回転に引きずられる流れの影響で、断面 (b) でも流れは菌体と同じ方向に回転している。しかし、ペン毛長さの 10 % ほど菌体から離れた断面 (c) のあたりでは、ペン毛の動きによる流れが支配的になっていることがわかる。



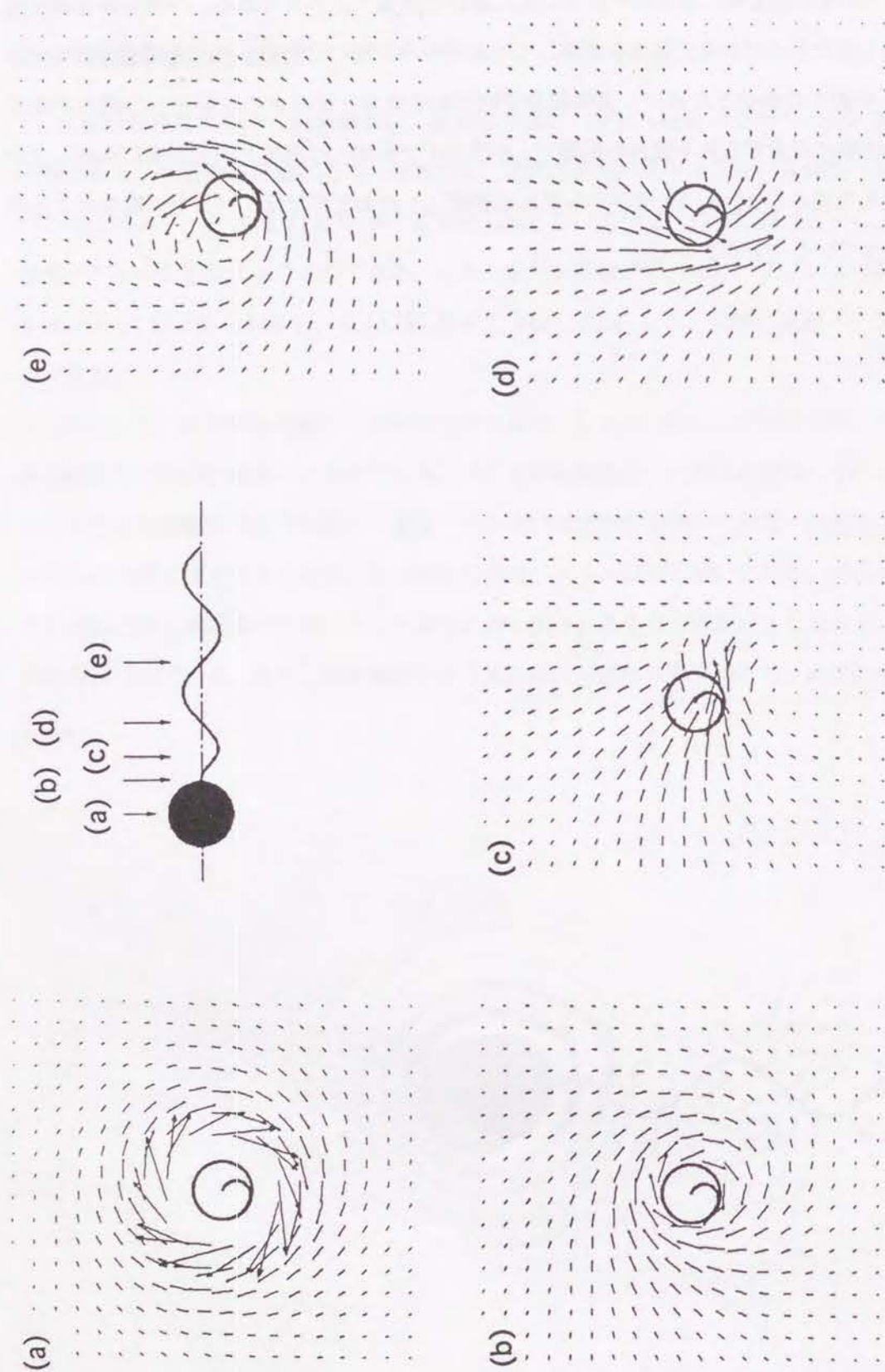


図 3.22: 細菌のまわりの流れの速度ベクトル (べん毛の螺旋軸に垂直な平面)

3.6 結 言

細長物体理論に基づく数値解析法および境界要素法による細菌の速度および角速度の解析法を示し、単毛性細菌モデルを用いてこれらの解析を行った。また、この解析結果を用いて細菌のまわりの流れの速度ベクトルを求めた。

(1) 境界要素法による細長い物体のまわりのストークス流れの解析では、要素の偏長比が 10 程度まで精度良く解析できる。

(2) 細長物体理論に基づく方法と境界要素法に共通の特徴は、菌体とべん毛の流体力学的な相互作用の影響が含まれていることであり、両者の解析結果はよく一致する。

細長物体理論による解析は境界境界要素法による解析よりも計算量が少ない、一方、境界要素法は細菌の形状についての制約がないといった、それぞれの特徴があり、細菌の運動の解析にあたっては、両者を適宜使い分けるのが良いと考えられる。

第3章の参考文献

- (1) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *J. Fluid Mech.*, **63** 3 (1974), 607.
- (2) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *J. Fluid Mech.*, **67** 4 (1975), 787.
- (3) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *J. Fluid Mech.*, **75** 4 (1976), 677.
- (4) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *J. Fluid Mech.*, **75** 4 (1976), 705.
- (5) Cox, R. G., *J. Fluid Mech.*, **44** 4 (1970), 791.
- (6) Batchelor, G. K., *J. Fluid Mech.*, **44** 3 (1970), 419.
- (7) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **90** 4 (1979), 685.
- (8) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **94** 2 (1979), 305.
- (9) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **94** 2 (1979), 331.
- (10) Lighthill, J., *SIAM Review*, **18** 2 (1976), 161.
- (11) Oseen, C. W., *Hydrodynamik*, (1927), Akad. Verlag.
- (12) Stroud, A. H. and Secrest, D., *Gaussian Quadrature Formulas*, (1966), Prentice-Hall.
- (13) 例えば、今井, 流体力学(前編), (1973), 裳華房.
- (14) Phan-Thien, N., Tran-Cong, T. and Ramia, M., *J. Fluid Mech.*, **184** (1987), 533.
- (15) Ramia, M., Tullock, D. L. and Phan-Thien, N., *Biophys. J.*, **65** (1993), 755.
- (16) Brebbia, C. A., Telles, J. C. F. and Wrobel, L. C., (田中訳), 境界要素解析-理論と応用, (1984), 丸善.
- (17) 田中、松本、中村, 計算力学とCAEシリーズ2 境界要素法, (1991), 培風館.
- (18) Lachat, J. C. and Watson, J. O., *Int. J. Numer. Methods Eng.*, **10** 2 (1976), 991.

4 ペン毛の粘性抵抗係数の検討

4.1 緒 言

第3章で扱った細長物体理論や境界要素法による数値解析が、第2章で扱った抵抗力理論に比べて優れている点は、細菌の各部分の流体力学的な相互作用が考慮されている点である。しかし、実際の細菌の運動との比較を行う際には、抵抗力理論による解析が簡便であることから、最近でもよく用いられる^{(1),(2)}。また、数値解析では、多くの計算量を必要とするため、細菌の軌跡を求める場合など、時刻を追って解析を行う場合には、抵抗力理論が有利になる。そこで、本章では抵抗力理論による解析の妥当性とその限界について検討するために、数値解析を用いて、細菌の運動の解析を行い、菌体とペン毛、ペン毛要素同士の流体力学的な相互作用の影響について調べる。また、数値解析によって粘性抵抗係数を求め、その値を用いて抵抗力理論による解析を行い、数値解析から直接得られる結果との比較を行う。

本章では、第3章と同じ解析条件を用いている。すなわち、共通にペン毛のピッチ角 $\beta = 45^\circ$ 、菌体半径 r_b とペン毛の半径 a の比は $r_b/a = 50$ とし、ペン毛の長さ L と r_b との比は $L/r_b = 10$ および $L/r_b = 5$ とし、ペン毛の巻き数 n を必要に応じて変更する。菌体と接合する部分のペン毛の螺旋半径の変化は、式(3.87)を用いている^{(3),(4)}。また、ペン毛モータの回転軸が球形の菌体の半径方向を向いている場合、細菌の形状は時間の経過とともに変化することはないので、ベクトルの成分を表示するときには、第2章で定義したペン毛に固定された $O_0 - \xi_1 \xi_2 \xi_3$ 座標系の成分で表示する。

長さ ds のペン毛の微小部分(節)の総数は、細長物体理論による解析の場合 60 とし、境界要素法による解析の場合、 $L/r_b = 10$ のときに 40、 $L/r_b = 5$ のときに 20 である。また、最も菌体に近い節の番号を 1 とし、菌体から遠ざかるにつれて順番に番号をつけている。

4.2 菌体とペン毛の相互作用

図3.21、図3.22で示したように、菌体のまわりにはその運動に引きずられる流れが生じる。したがって、ペン毛の微小部分は、静止流体中を運動するのではなく、この菌体の運動に伴う流れ場の中を運動することになる。ペン毛の微小部分の移動方向と菌体のまわりの流れの向きは、概ね逆方向なので、この流れは、ペン毛の微小部分に働く推進力を大きくする働きをするものと考えられる。本節では、ペン毛と菌体の流体力学的な相互作用を菌体とあるときとないときのペン毛に働く力のずれを用いて調べる。

4.2.1 ペン毛上の力の分布

菌体がある場合にペン毛の節毎に働く力 $d\mathbf{F}$ のペン毛に沿った分布を、図 4.1 に示す。これは境界要素法によって得られた結果であり、 $d\mathbf{F}$ は、節の長さ ds と粘性係数 μ 、ペン毛の波長 λ 、ペン毛モータの回転数 ω で無次元化してある。また、ペン毛長さ L と菌体半径 r_b の比 $L/r_b = 10$ であり、ペン毛巻き数 $n = 2.5$ である。この場合、細菌の運動は ξ_3 軸にほぼ平行である。

節番号の小さい、菌体とペン毛の接合点 O_1 に近い部分では、式 (3.87) で表されるようにペン毛の螺旋半径が小さくなっているため、 $d\mathbf{F}$ はどの成分も小さくなっているが、点 O_1 から遠ざかるにつれて、ペン毛螺旋の回転角 φ とともに、 dF_1, dF_2 は周期的な変化をする。また、 dF_3 は、ペン毛螺旋半径の小さな部分を除いて、菌体から遠ざかるにつれて漸減するが、ほぼ一定の正の値になっており、推進力がペン毛上でほぼ均一に発生していることがわかる。 dF_1, dF_2 の振幅は、 dF_3 の値に比べて大きい。また、 dF_1, dF_2 は正負にまたがって分布しているため、ペン毛に沿ってこれらを積分した値は、 dF_3 を積分した値よりも小さくなる。これは、第 2 章で調べたように、細菌の速度ベクトルは U_{01}, U_{02} に比べて U_{03} が大きいということに相当する。また、ペン毛にかかる力の絶対値の大きさ $|d\mathbf{F}|$ は、ペン毛上の点の位置によらずほぼ一定であり、仮に、ペン毛が弾性体であるとしても、流体力によるペン毛のひずみはほぼ同じで、螺旋形を保つと予想される。

同じ条件で細長物体理論による解析を行った場合の $d\mathbf{F}$ の分布を図 4.2 に示す。図 4.1 と比較すると、両者の間には、若干の差異が見られるものの、各方向成分の振幅、極大極小の位置ともによく一致しており、第 2 章で調べたような菌体の速度などの量とともに、ペン毛上の力の分布といった細部にいたるまで、境界要素法と細長物体理論による解析は、同じ結果を与えることがわかる。

$L/r_b = 5$ の場合の結果を図 4.3 に示す。図 4.2 と比べると、各方向の力の成分 dF_1, dF_2, dF_3 の分布形状は良く似ており、大きさのみ $L/r_b = 5$ の場合の方が大きい。この大きさの違いの原因は、図 3.16 で調べたように、ペン毛の回転角速度の大きさ $|\Omega_f|$ が、 $L/r_b = 5$ の場合の方が大きいことが原因である。

ペン毛の巻き数 $n = 0.5$ の場合の結果を図 4.4 に示す。巻き数が少なく、ペン毛の螺旋が十分に形成されない場合には、ペン毛にかかる力の分布が一定ではなく、ペン毛螺旋の回転角 φ に応じて変化していることがわかる。菌体から遠ざかると、 dF_3 に負の値が現れるが、このように巻き数が少ない場合、菌体の速度ベクトル U_0 は ξ_3 軸に対して大きく傾くので、 dF_3 が推進力を示すと考えることはできない。

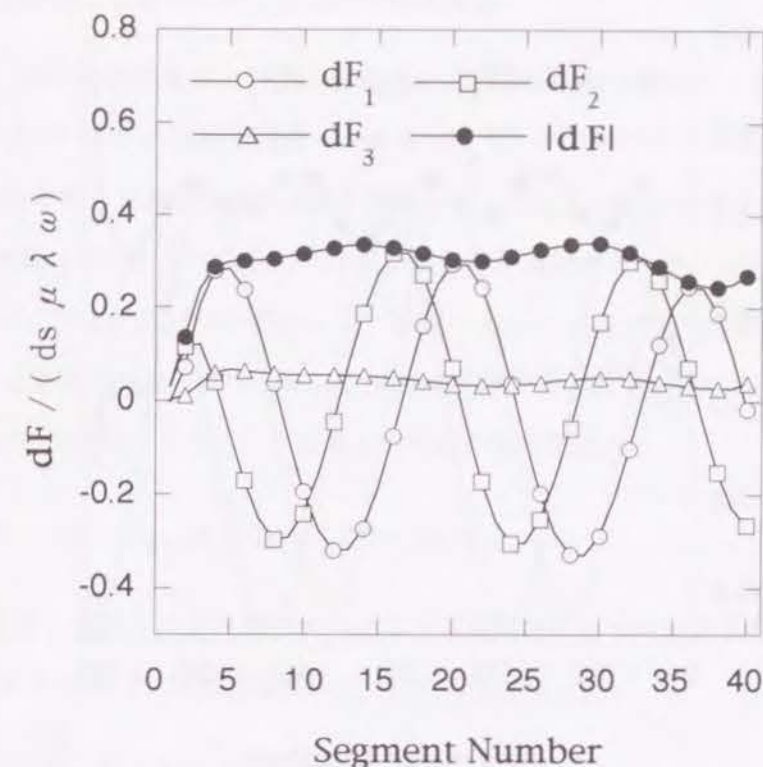


図 4.1: ペン毛の節毎に働く力の分布 (境界要素法) $L/r_b = 10, n = 2.5$

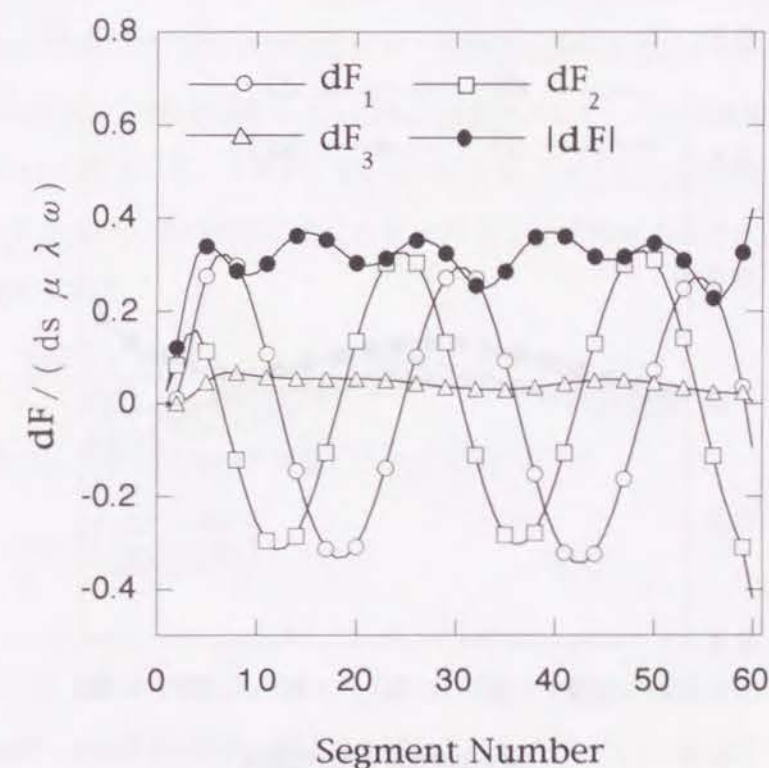


図 4.2: ペン毛の節毎に働く力の分布 (細長物体理論) $L/r_b = 10, n = 2.5$

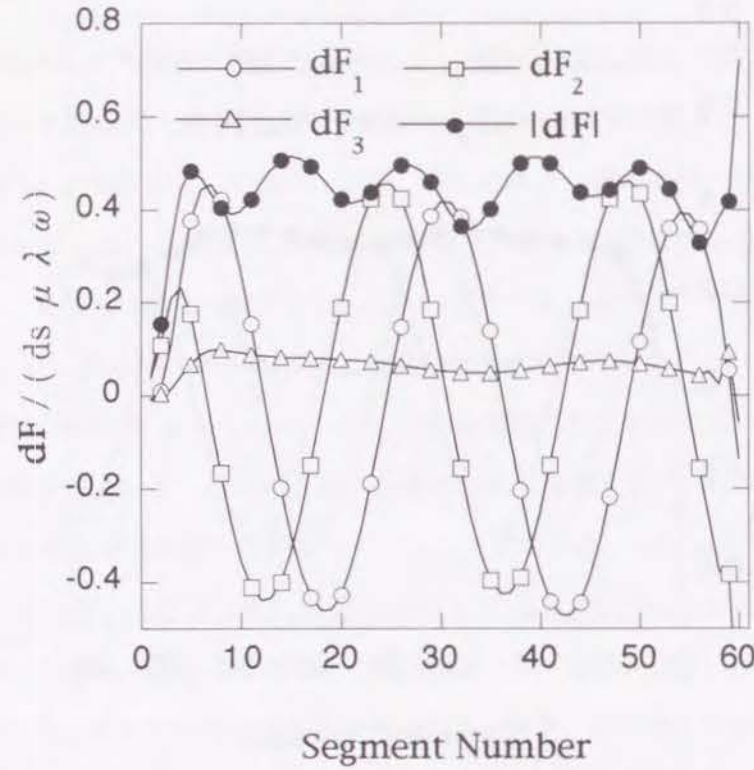


図 4.3: ペン毛の節毎に働く力の分布 (細長物体理論) $L/r_b = 5, n = 2.5$

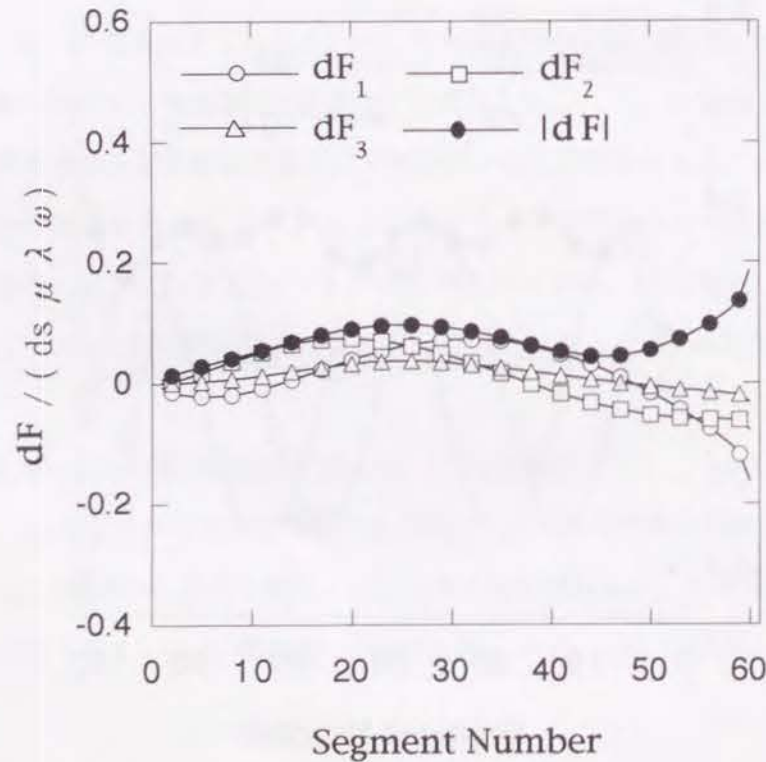


図 4.4: ペン毛の節毎に働く力の分布 (細長物体理論) $L/r_b = 10, n = 0.5$

4.2.2 菌体の有無によるペン毛上の力の分布の相違

ここでは、細長物体理論および境界要素法による数値解析で求めた、菌体中心 O_0 の並進速度ベクトル U_0 およびペン毛の回転角速度ベクトル Ω_f で、ペン毛のみが静止流体中を運動するとき、ペン毛上に分布する力を求め、細菌全体が運動しているときの力の分布と比較する。

細長物体理論において、ペン毛のみが静止流体中を運動するときペン毛上に分布する力を求めるには、次のようにする。式 (3.30) において、位置ベクトル \mathbf{x} をペン毛の節の中心点 \mathbf{X}^m にとり、先に得られている菌体の速度ベクトル U_0 、角速度ベクトル Ω_0 およびペン毛モータの角速度ベクトル ω を代入して、次式のように、ペン毛上の各点の速度を求める。

$$u_{fi}(\mathbf{X}^m) = U_{0i} + \epsilon_{ijk} \{X_k^m \Omega_{0j} + (X_k^m - r_{bk}) \omega_j\} \quad (4.1)$$

また、ペン毛上のストークス極の分布によって誘起される流れの速度を表す式 (3.22) において、同様に位置ベクトル \mathbf{x} をペン毛の節の中心点 \mathbf{X}^m にとると、

$$u_i(\mathbf{X}^m) = \sum_{n=1}^N [K_{ij}(\mathbf{X}^m, \mathbf{X}^n) f_j(\mathbf{X}^n)] \quad (4.2)$$

となる。式 (4.1) を代入し、 m を 1 から N まで選ぶことによって、式 (4.2) は、 $f_j(\mathbf{X}^n)$ についての N 本の連立方程式となるので、これを解いてペン毛上の力の分布を求めることができる。

境界要素法の場合には、図 3.14 で示したような細菌の境界要素モデルから菌体を取り去ってペン毛のみとし、式 (3.59), (3.62), (3.63) に U_0, Ω_0, ω を代入して、ペン毛表面の速度を求める。得られた速度を式 (3.64) に代入して、トラクションについて解くことで、力の分布を求めることができる。

菌体がないときにペン毛の各節に働く力を $d\mathbf{F}'$ とし、菌体があるときにペン毛の各節に働く力 $d\mathbf{F}$ との大きさのずれを、

$$\Delta|d\mathbf{F}| = \frac{||d\mathbf{F}'| - |d\mathbf{F}||}{|d\mathbf{F}|} \quad (4.3)$$

と定義する。また、両者の方向のずれを

$$\phi(d\mathbf{F}) = \cos^{-1} \left(\frac{d\mathbf{F}' \cdot d\mathbf{F}}{|d\mathbf{F}'| |d\mathbf{F}|} \right) \quad (4.4)$$

と定義する。

境界要素法による解析で得られた、 $L/r_b = 10$ の場合の各節に働く力の大きさのずれ $\Delta|d\mathbf{F}|$ と方向のずれ $\phi(d\mathbf{F})$ を図 4.5 に示す。菌体から離れるにしたがって、 $\Delta|d\mathbf{F}|$ も $\phi(d\mathbf{F})$ も減少していく傾向が見られる。これは、菌体の運動に伴う流れの影響が菌体に近いほど大きいためだと考えられる。菌体に非常に近い部分では、 $\Delta|d\mathbf{F}|$ がとくに大きくなっているが、この部分では力自体が小さ

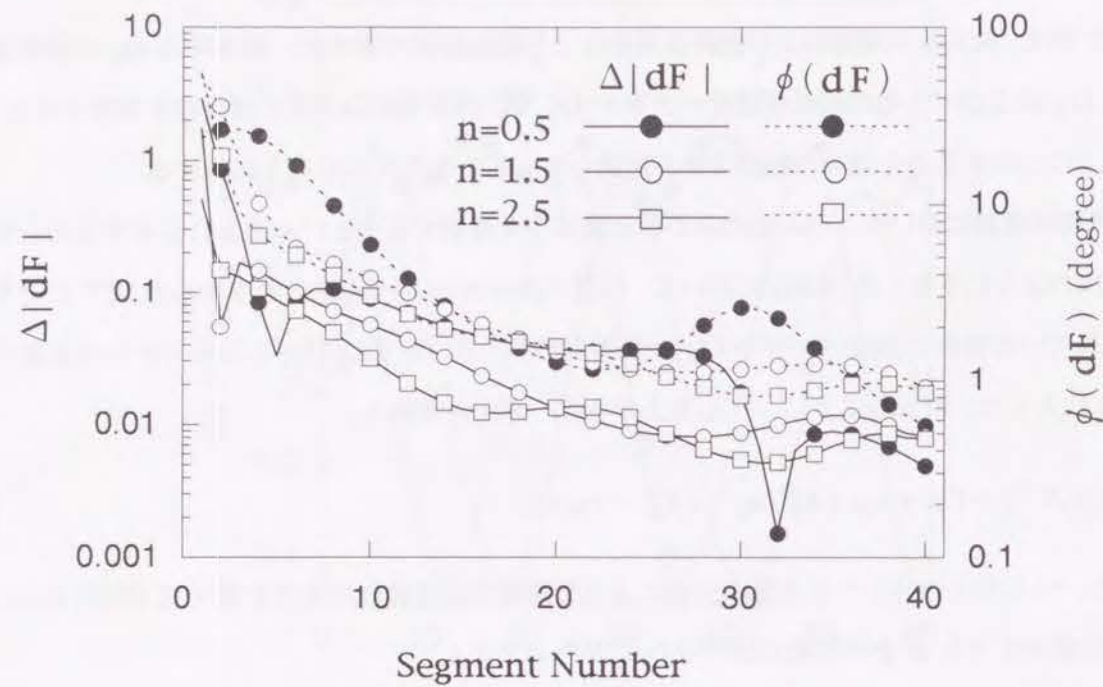


図 4.5: 菌体の有無によるべん毛の節毎に働く力のずれ (境界要素法) $L/r_b = 10$

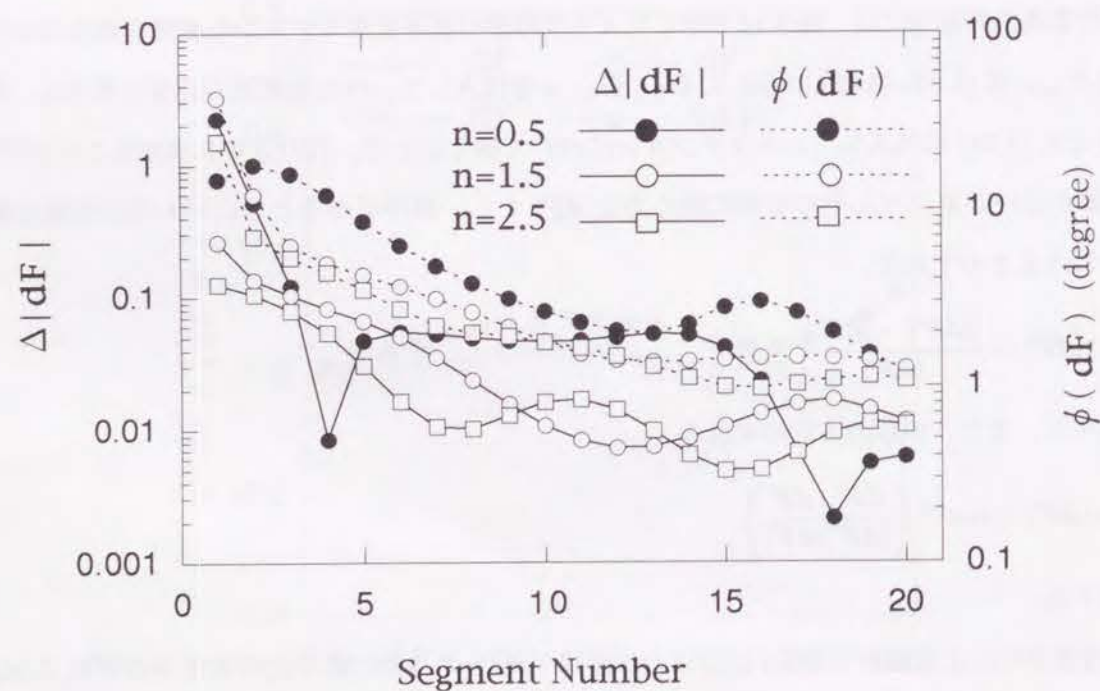


図 4.6: 菌体の有無によるべん毛の節毎に働く力のずれ (境界要素法) $L/r_b = 5$

な値であり、 $\Delta|dF|$ を相対誤差で表している影響も含まれている。べん毛の巻き数 n の影響はあまり明確でないが、 n が小さい方がずれが大きくなっているようである。

$L/r_b = 5$ の場合の力の大きさのずれ $\Delta|dF|$ と方向のずれ $\phi(dF)$ を、図 4.6 に示す。全体の傾向は、図 4.5 に示した $L/r_b = 10$ の場合と変わらないが、べん毛巻き数 $n = 0.5$ の場合には、 $\Delta|dF|$ 、 $\phi(dF)$ とともに $L/r_b = 5$ の場合の方が大きくなっている。

4.2.3 菌体とべん毛の相互作用の評価指標

細菌が運動する場合には、菌体に働く流体力とべん毛に働く流体力が釣り合っている。もしも、菌体とべん毛の流体力学的な相互作用がなければ、菌体中心 O_0 の並進速度ベクトル U_0 およびべん毛の回転角速度ベクトル Ω_f でべん毛のみが静止流体中を運動するときべん毛に働く流体力と、この速度で菌体のみが運動したときの流体力は釣り合うはずである。そこで、この両者のずれを菌体とべん毛の流体力学的な相互作用の大きさの指標として考え、ここでは、評価指標 ε を次のように定義する。

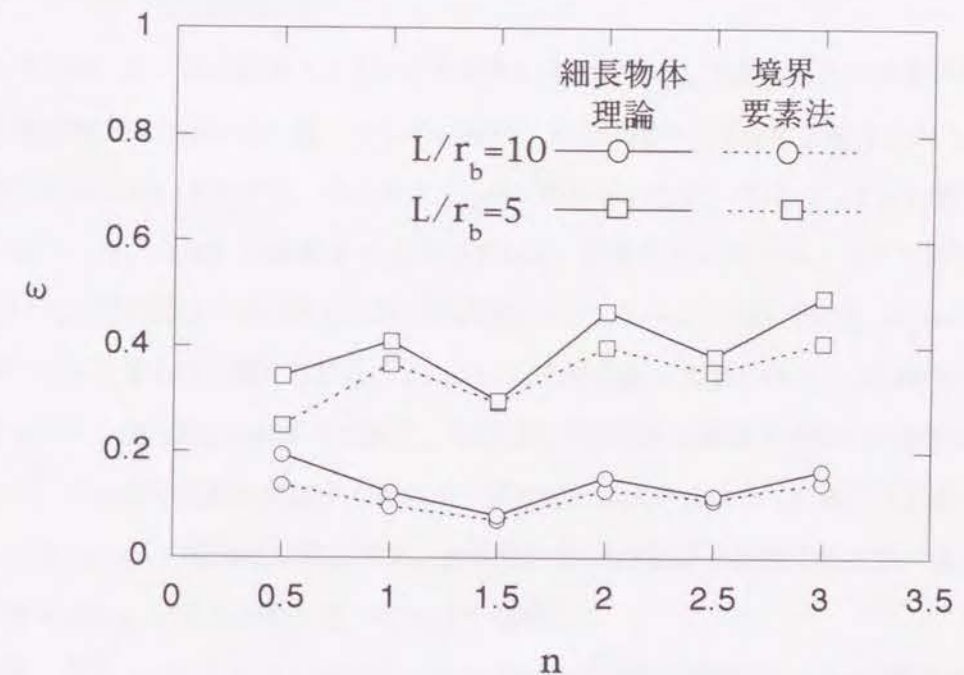


図 4.7: 菌体とべん毛の流体力学的な相互作用の評価指標とべん毛巻き数の関係

べん毛のみが静止流体中を運動するときべん毛に働く力を F_{fla} 、菌体中心のあるべき点 O_0 のまわりの力のモーメントを M_{fla} とする。また、菌体のみが静止流体中を運動するとき菌体に働く力を F_{body} 、点 O_0 のまわりの力のモーメントを M_{body} とする。そして、

$$\varepsilon = \frac{1}{2} \left(\frac{|\mathbf{F}_{fla} + \mathbf{F}_{body}|}{|\mathbf{F}_{body}|} + \frac{|\mathbf{M}_{fla} + \mathbf{M}_{body}|}{|\mathbf{M}_{body}|} \right) \quad (4.5)$$

と定義する。

図 4.7 に、べん毛巻き数 n と評価指標 ε との関係を示す。 $L/r_b = 10$ の場合には、 ε の値は小さく、べん毛と菌体を別々に動かしても、力と力のモーメントはほぼ釣り合っていることがわかる。また、 ε の値は、 n にあまり依存していない。 $L/r_b = 5$ の場合にも、 ε の値は、 n にあまり依存しておらず、ほぼ一定の値をとるが、 $L/r_b = 10$ の場合と比べると、 ε の値が大きく、菌体とべん毛の流体力学的な相互作用が大きいと考えられる。Johnson ら⁽⁵⁾は、鞭毛を屈曲させて泳ぐ微生物について、頭部があまり大きくない場合には、彼らの細長物体理論による解析結果と抵抗力理論による解析結果が一致することを述べており、細菌のモデルが異なるが、図 4.7 の結果も同様のことを示している。ただし、あまり菌体が小さくなると、べん毛の運動に付随する流れが菌体のまわりの流れに大きく影響するようになり、両者の相互作用は大きくなるものと予想される。その場合、べん毛に働く力は、菌体の有無に影響されないが、菌体に働く力がべん毛の有無により影響されるようになる。したがって、式 (4.5) に示した評価指標は、両者の相互作用の大きさを見積もるのに有効であると考えられる。

4.3 べん毛の形状と運動を考慮した粘性抵抗係数

本節では、べん毛のみを動かした数値解析結果から、式 (3.85), (3.86) で定義されるべん毛の節の無次元粘性抵抗係数を求め、その値を用いて抵抗力理論による細菌の運動の解析を行い、数値解析から直接得られる結果との比較を行う。この場合、ある節の誘起した流れが他の節に影響を及ぼすというべん毛の節の間の流体力学的な相互作用があるため、節の速度ベクトル \mathbf{u} と節の接線ベクトルを含む平面内に、節に働く力 $d\mathbf{F}$ が存在するとは限らない。ここでは、速度ベクトル \mathbf{u} の方向を用いて接線方向、法線方向を定める。したがって、

$$\delta(d\mathbf{F}) = d\mathbf{F} - d\mathbf{F}_T - d\mathbf{F}_N \quad (4.6)$$

で定義される力の残差ベクトルの大きさ $|\delta(d\mathbf{F})|$ は 0 にはならない。図 4.8 は、べん毛の長さ L と菌体半径 $L/r_b = 10$ の場合に、境界要素法によって得られた節毎の $|\delta(d\mathbf{F})|/|d\mathbf{F}|$ の値を示したものである。また、

$$\phi(d\mathbf{F}, \mathbf{u}) = \cos^{-1} \left(\frac{d\mathbf{F} \cdot \mathbf{u}}{|d\mathbf{F}||\mathbf{u}|} \right) \quad (4.7)$$

と定義される力のベクトルと速度ベクトルのなす角も合わせて示してある。力の残差ベクトルの大きさは、べん毛の中央部では小さいが、べん毛の端部、とくに菌体に接合する側で大きくなっている。また、菌体に非常に近い部分では、力の大きさ $|d\mathbf{F}|$ が小さいため、急に $|\delta(d\mathbf{F})|/|d\mathbf{F}|$ の値が大きくなっている。一方、力 $d\mathbf{F}$ と速度 \mathbf{u} の方向のずれは、節番号 6 以降では、 13° 付近ではほぼ一定の値となっている。この部分の $|\delta(d\mathbf{F})|/|d\mathbf{F}|$ の値は小さいことから、べん毛に沿った粘性抵抗係数の分布はほぼ一定になるものと推定される。また、べん毛巻き数 n が多いほど、 $|\delta(d\mathbf{F})|/|d\mathbf{F}|$ が小さく、 $\phi(d\mathbf{F}, \mathbf{u})$ が一定の部分が増え、式 (3.87) で表される螺旋半径の一定部分が長くなることによって、べん毛の運動に付随する流れが一樣な部分が大きくなっていることがわかる。

図 4.9 に、 $L/r_b = 5$ の場合の結果を示す。全体的な傾向は図 4.8 と同様であるが、 $\phi(d\mathbf{F}, \mathbf{u})$ の節毎のばらつきが $L/r_b = 10$ の場合に比べて大きくなる。

図 4.10 は、 $L/r_b = 10, n = 3$ の場合に、境界要素法で求めた菌体中心 O_0 の並進速度ベクトル \mathbf{U}_0 およびべん毛の回転角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}_f$ でべん毛のみが静止流体中を運動するとき (Calculated Motion)、べん毛螺旋の軸まわりに回転させたとき (Rotation)、べん毛のみをべん毛螺旋の軸方向に並進させたとき (Translation) の、節毎の無次元粘性抵抗係数 C_T, C_N を示したものである。菌体に近い部分を除いて、粘性抵抗係数は場所によらずほぼ一定値となっている。また、べん毛の移動方向によって粘性抵抗係数の値は大きく変化しており、べん毛の節同士の流体力学的相互作用が無視でき

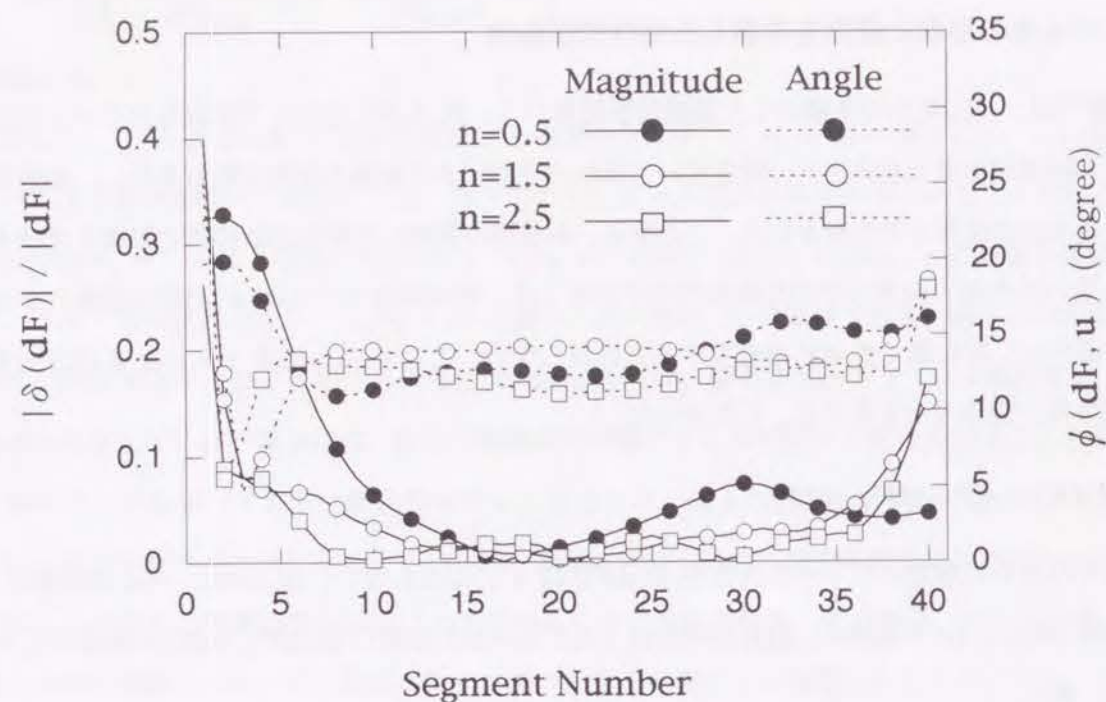


図 4.8: 力と速度の方向のずれのべん毛に沿った分布 (境界要素法) $L/r_b = 10$

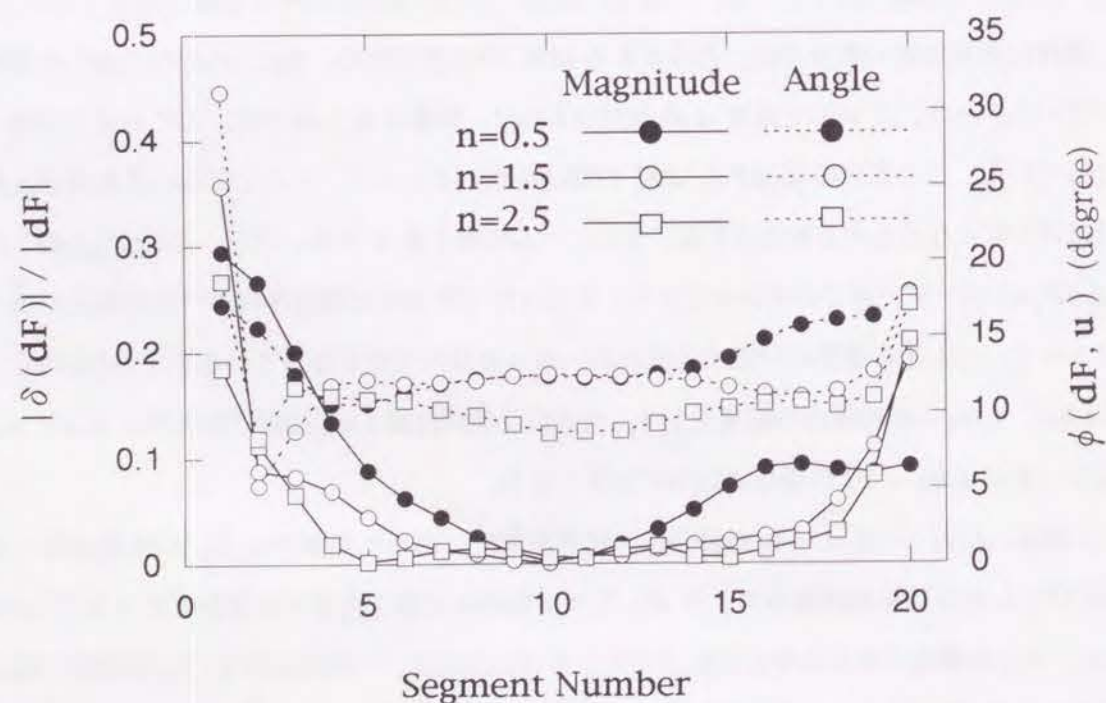


図 4.9: 力と速度の方向のずれのべん毛に沿った分布 (境界要素法) $L/r_b = 5$

ない大きさであることがわかる。この場合、 U_0, Ω_f でべん毛を動かした場合の粘性抵抗係数は、べん毛螺旋の軸まわりに回転させたときの粘性抵抗係数に近く、べん毛の運動が、ほぼべん毛の螺旋軸まわりの回転運動として見なせることがわかる。

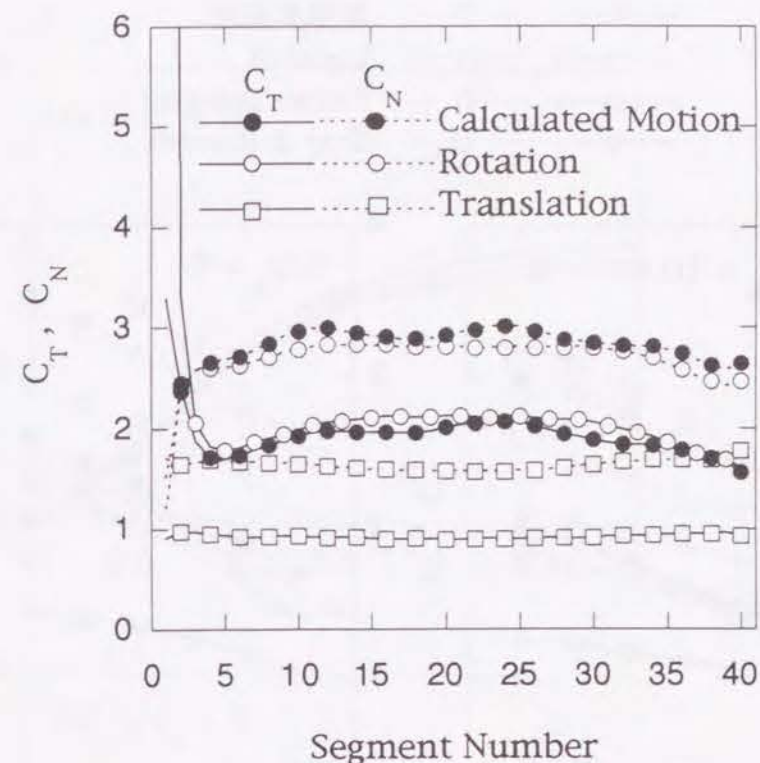


図 4.10: 無次元粘性抵抗係数のべん毛に沿った分布 (境界要素法) $L/r_b = 10, n = 3$

先に図 4.8 で示した力のずれベクトルの大きさの逆数で重みづけを行って求めた、べん毛全長にわたる平均的な無次元粘性抵抗係数の値を図 4.11 に示す。比較のため、図 4.11 には、式 (2.63), (2.64) で示される Lighthill の粘性抵抗係数⁽⁶⁾、式 (2.60), (2.62) で示される偏長回転楕円体の粘性抵抗係数に基づいた粘性抵抗係数^{(7), (8)}、式 (2.60) と式 (2.61) で表される Gray と Hancock の粘性抵抗係数⁽⁹⁾ のそれぞれを流体の粘性係数 μ で除した無次元粘性抵抗係数の値も合わせて示してある。流体力学的な相互作用の影響が含まれている境界要素法から得られた粘性抵抗係数の値と細長物体理論から得られた粘性抵抗係数の値は、よく合っているが、その他の単純物体の粘性抵抗係数の値をもとに決められた粘性抵抗係数の値の間には、かなりの差が見られる。Lighthill の粘性抵抗係数は、べん毛の微小部分同士の相互作用を含んだ無限に長い螺旋の粘性抵抗係数から求められており、本研究で数値解析によって求めた粘性抵抗係数の値に近い。

この巻き数の範囲内では、粘性抵抗係数が巻き数に対してほぼ直線的に変化するので、境界要素法および細長物体理論で求めた粘性抵抗係数の値を線形近似し、抵抗力理論によって解析した細菌の

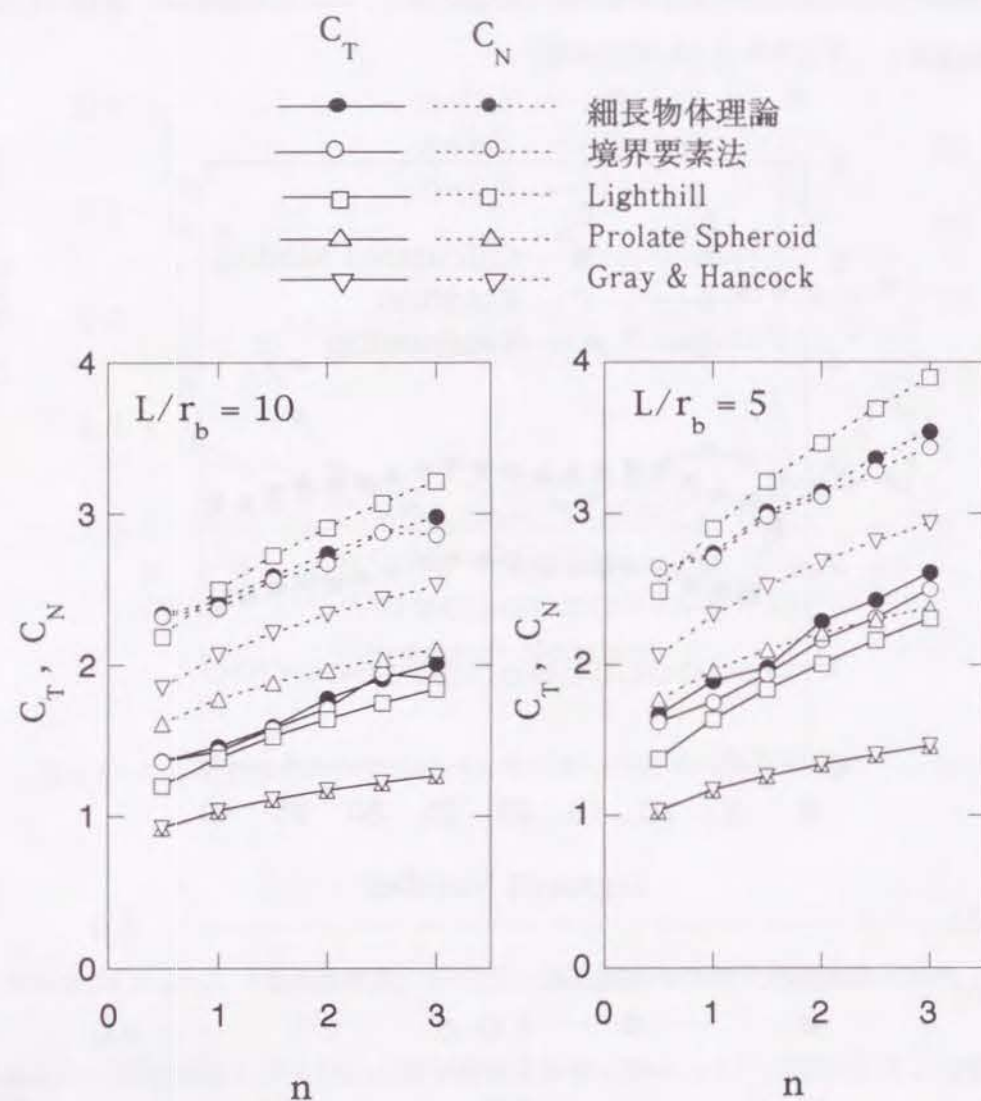


図 4.11: ペン毛巻き数と無次元粘性抵抗係数の関係

推進速度 U_m とペン毛巻き数 n の関係を図 4.12 に示す。図には、単純物体の値を基に決められた理論的に導かれた粘性抵抗係数を用いた場合の結果もあわせて示す。 $L/r_b = 10$ のとき、数値解析から求めた粘性抵抗係数を用いて求めた推進速度 U_m は、境界要素法解析から直接求めた U_m の値とよく一致している。一方、 $L/r_b = 5$ のときには、数値解析から求めた粘性抵抗係数を用いて求めた U_m と数値解析から直接得られた U_m には差異が生じており、その大きさは最大約 40 % である。この差異の原因は、評価指標 ε を用いて図 4.7 で調べた菌体とペン毛の流体力学的な相互作用が生じることと、それに付随して粘性抵抗係数が変わることだと考えられる。 $L/r_b = 10$, $L/r_b = 5$ のいずれの場合も数値解析によって求めた粘性抵抗係数を用いた U_m は、単純物体の値に基づく粘性抵抗係数の

いずれを用いて得られた U_m よりも、数値解析から直接求められた U_m に近くなっている。単純物体の値に基づく粘性抵抗係数を用いた解析結果のうちでは、偏長回転楕円体の粘性抵抗係数に基づいたもの (式 (2.60), (2.62)) が、数値解析の結果に近くなっている。

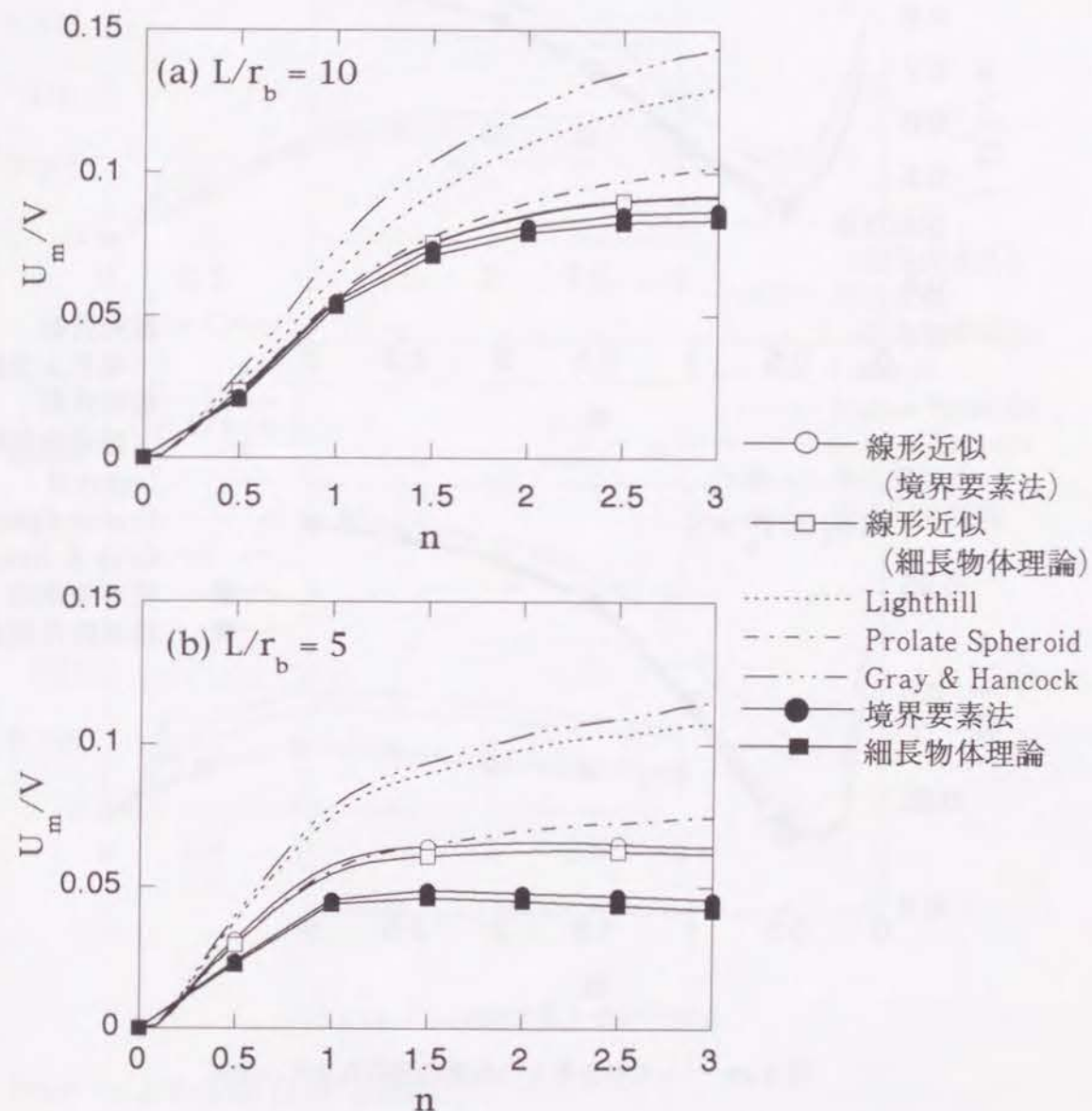


図 4.12: ペン毛巻き数と推進速度の関係

図 4.13 に、同様にして得られたペン毛の角速度 $|\Omega_f|$ とペン毛巻き数 n の関係を示す。推進速度 U_m の場合と同じく、数値解析によって求めた粘性抵抗係数を用いた $|\Omega_f|$ は、単純物体の粘性抵抗係数に基づく値のいずれを用いて得られた $|\Omega_f|$ よりも、数値解析から直接求められた $|\Omega_f|$ に近くなっている。単純物体の粘性抵抗係数を用いた解析結果のうちでは、Lighthill の粘性抵抗係数に基づ

いたもの (式 (2.63), (2.64)) が、数値解析の結果に近くなっている。

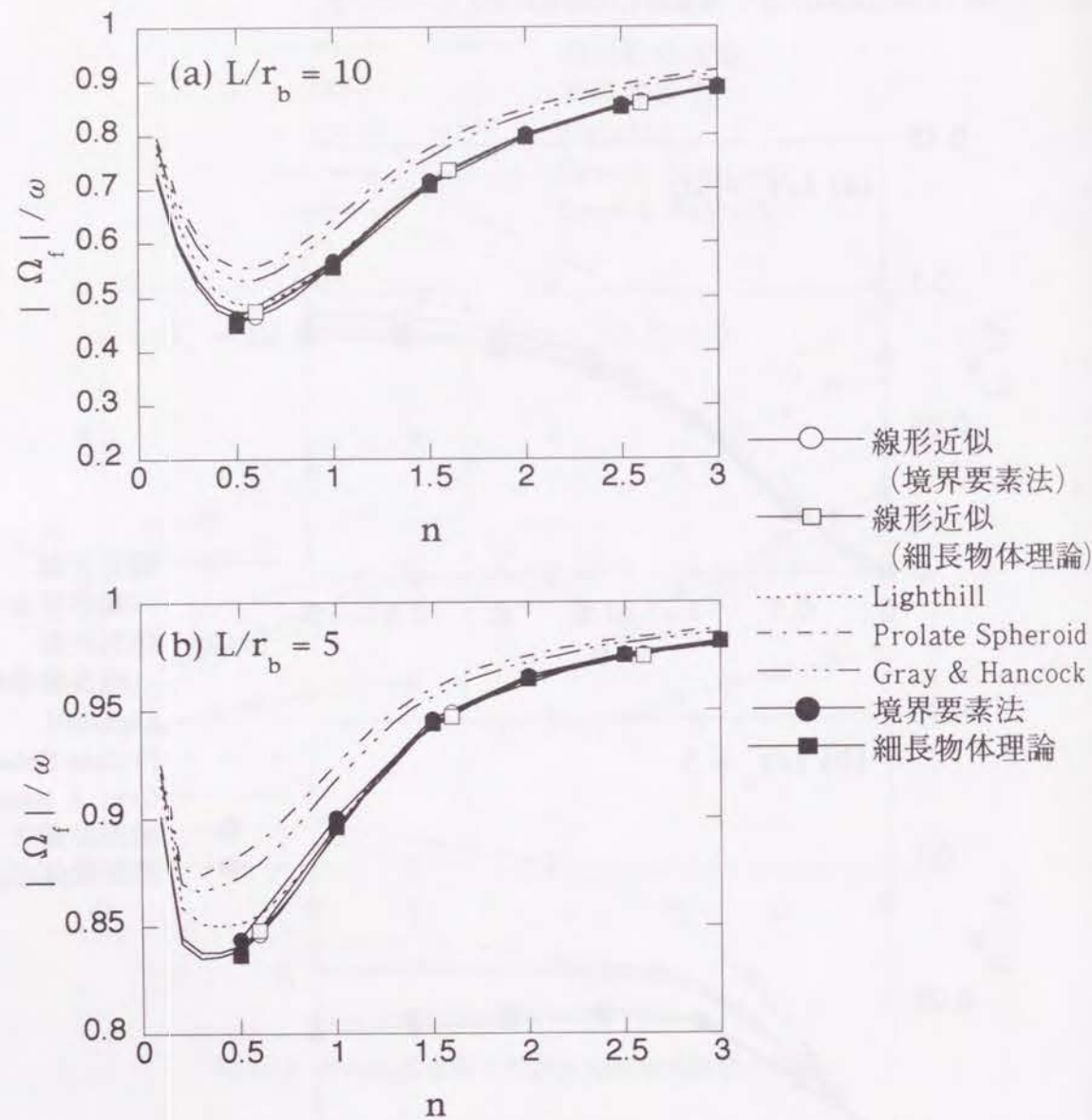


図 4.13: ペン毛巻き数とペン毛の回転角速度の関係

図 4.14 に、式 (2.57) で定義した効率 η とペン毛巻き数 n の関係を示す。この場合にも、数値解析によって求めた粘性抵抗係数を用いた η は、単純物体の粘性抵抗係数に基づく値のいずれを用いて得られた η よりも、数値解析から直接求められた値に近くなっている。とくに、 η が極大となる n の値がよく一致している。

現在のところ、精度の点で最も優れていると考えられる境界要素法によって得られた菌体の速度ベクトル U_{0BEM} を基準として、細長物体理論および種々の粘性抵抗係数を用いて得られた U_0 の大

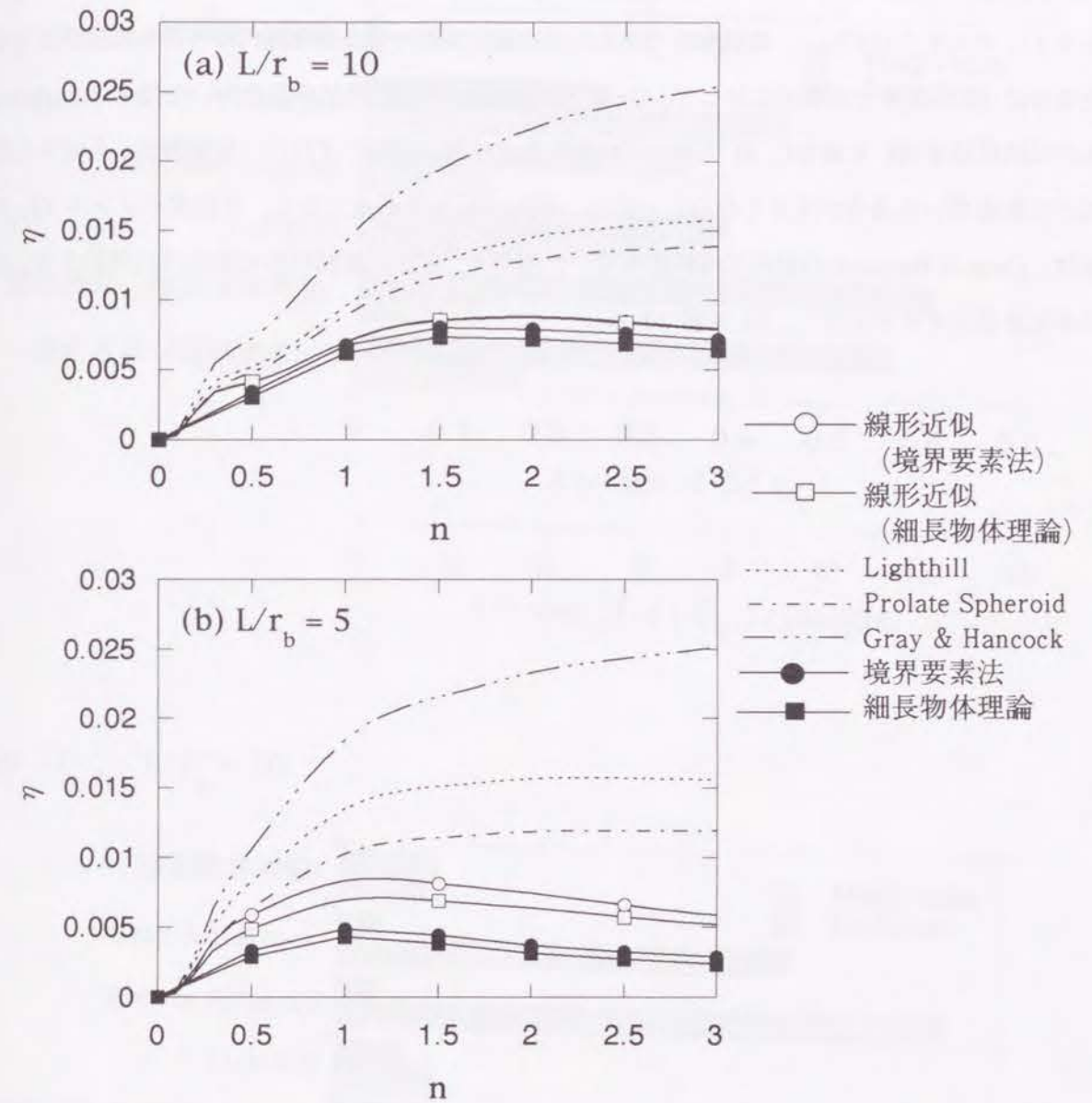


図 4.14: ペン毛巻き数と効率の関係

きさと方向のずれを式 (3.88), (3.89) と同様に、

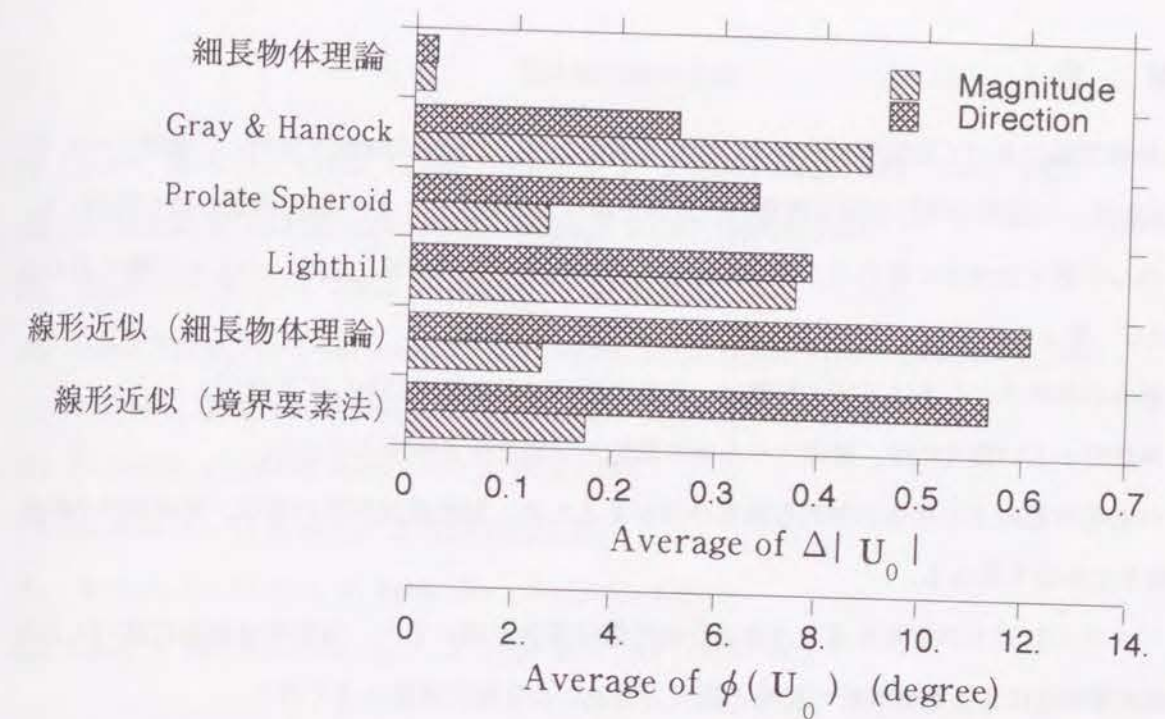
$$\Delta|U_0| = \frac{||U_0| - |U_{0BEM}||}{|U_{0BEM}|} \quad (4.8)$$

$$\phi(U_0) = \cos^{-1} \left(\frac{U_0 \cdot U_{0BEM}}{|U_0||U_{0BEM}|} \right) \quad (4.9)$$

と定義する。また、ペン毛の角速度ベクトル Ω_f の大きさと方向のずれ $\Delta|\Omega_f|$, $\phi(\Omega_f)$ を同様に定義する。

図4.15は、それらの巻き数について平均を、 $L/r_b = 10$ の場合について示したものである。速度ベクトル U_0 の大きさのずれは、数値解析で求めた粘性抵抗係数や偏長回転楕円体の粘性抵抗係数を用いた場合に 15 %程度であるのに対して、Gray と Hancock の粘性抵抗係数を用いた場合と Lighthill の粘性抵抗係数を用いた場合に 40 %程のずれがある。一方、方向のずれは、数値解析から求めた粘性抵抗係数を用いる場合が大きくなっているが、最大でも 12° 程度である。角速度ベクトル Ω_f のずれは、Gray と Hancock の粘性抵抗係数を用いた場合と、偏長回転楕円体の粘性抵抗係数を用いた場合の大きさのずれが大きく、10 %弱である。

(a) U_0 , $L/r_b = 10$



(b) Ω_f , $L/r_b = 10$

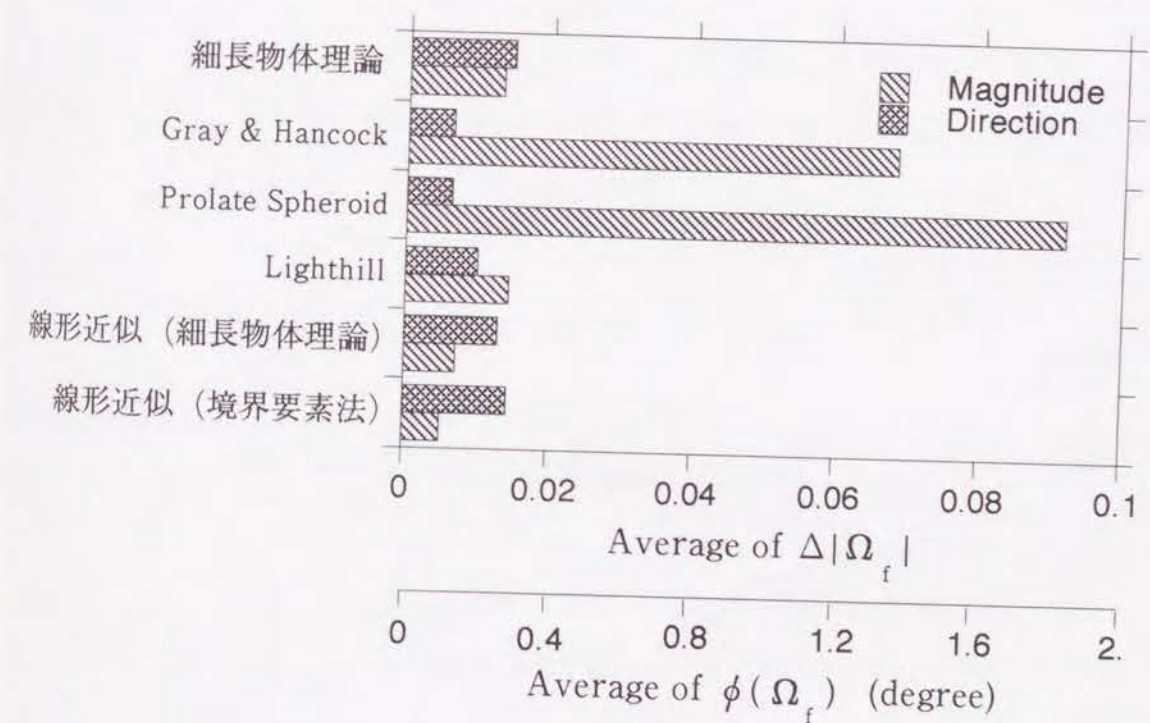


図 4.15: 種々の粘性抵抗係数を用いて得られた菌体の速度ベクトルの大きさと方向のずれ (境界要素法による結果を基準とする)

4.4 結 言

細長物体理論に基づく数値解析法および境界要素法を用いて細菌の運動を解析し、菌体とべん毛、べん毛要素同士の流体力学的な相互作用の大きさを調べるとともに、粘性抵抗係数の値を検討した。

(1) べん毛巻き数が多くなると、推進力はべん毛の各節でほぼ均等に生じ、べん毛に働く力の大きさもほぼ一定となる。

(2) 菌体の有無がべん毛に及ぼす影響は、菌体に近いべん毛要素において大きい。

(3) 菌体が小さい場合には、菌体とべん毛の流体力学的な相互作用は小さい。

(4) べん毛の節同士の流体力学的な相互作用があるため、粘性抵抗係数の値は、単純物体の粘性抵抗係数とはかなり異なる。

(5) べん毛の節同士の相互作用を考慮した粘性抵抗係数を用いると、細長物体理論に基づく方法および境界要素法による数値解析の結果と抵抗力理論による解析結果はよく合う。

第4章の参考文献

- (1) Jones, M. S., Le Baron, L. and Pedley, T. J., *J. Fluid Mech.*, **281** (1994), 137.
- (2) Andrietti, F. and Bernardini, G., *Biophys. J.*, **67** (1994), 1767.
- (3) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, **94** 2 (1979), 331.
- (4) Phan-Thien, N., Tran-Cong, T. and Ramia, M., *J. Fluid Mech.*, **184** (1987), 533.
- (5) Johnson, R. E. and Brokaw, C. J., *Biophys. J.*, **25** (1979), 113.
- (6) Lighthill, J., *SIAM Review*, **18** 2 (1976), 161.
- (7) Brokaw, C. J., *Biophys. J.*, **12** (1972), 564.
- (8) Brokaw, C. J., *Biol. J. Linn. Soc.*, **7** (1975), 423.
- (9) Gray, J. and Hancock, G. J., *J. Exp. Biol.*, **32** (1955), 802.

5 傾いたべん毛をもつ細菌の運動

5.1 緒言

第2章において、螺旋形のべん毛を回転させて泳ぐ単毛性細菌の運動の抵抗力理論による解析を行う際に、べん毛モータの回転軸が球形の菌体の半径方向を向いているという仮定を置いた。これにより、菌体とべん毛の相対的な位置関係は考慮する必要がなくなり、べん毛に固定された座標系のみを用いた解析が可能になる。鞭毛を螺旋状に動かして泳ぐ微生物を対象とした抵抗力理論を用いた従来の研究^{(1),(2)}では、この仮定が用いられており、この仮定を直接には使用しない数値解析による研究^{(4)~(6)}もこの仮定に準じた単毛性細菌モデルを対象としたものである。しかし、複数のべん毛をもつ周毛性細菌を対象とする場合には、この仮定を用いることはできず、菌体とべん毛の座標系を別々に考える必要がある。

本章では、菌体中心に原点をもつ菌体に固定された座標系、べん毛モータの軸の方向を示す菌体に固定された座標系、べん毛に固定された座標系という3種類の座標系を用い、菌体とべん毛の相対的な位置関係を考慮した、細菌運動の新しい解析方法を示す。そして、その解析例として、球形の菌体と回転軸の傾いた一本のべん毛をもつ細菌に対する解析結果を示す。また、この解析方法の応用として、菌体中心に対して点対称、および菌体中心を通る直線に対して線対称な二本のべん毛をもつ細菌に対する解析結果を示す。なお、適切な粘性抵抗係数の値を求めるため、第4章で導入した数値解析による方法を用いる。

5.2 抵抗力理論による定式化

5.2.1 解析対象

ここで対象とする細菌の模式図を図5.1に示す。これまでと同様に、細菌は球形の菌体と螺旋形のべん毛からなり、いずれも剛体であるとする。菌体の中心を点 O_0 とし、菌体とべん毛の接合点を点 O_1 とする。また、ベクトル $\overrightarrow{O_0O_1}$ を \mathbf{r}_b とする。点 O_1 にはべん毛モータがあり、べん毛はこのモータによって、菌体に対して相対的に角速度ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ で回転する。ここでは、 $\boldsymbol{\omega}$ と \mathbf{r}_b の間の角度 $\theta \neq 0$ の場合を扱うことができるように、第2章で扱った抵抗力理論をさらに一般化する。

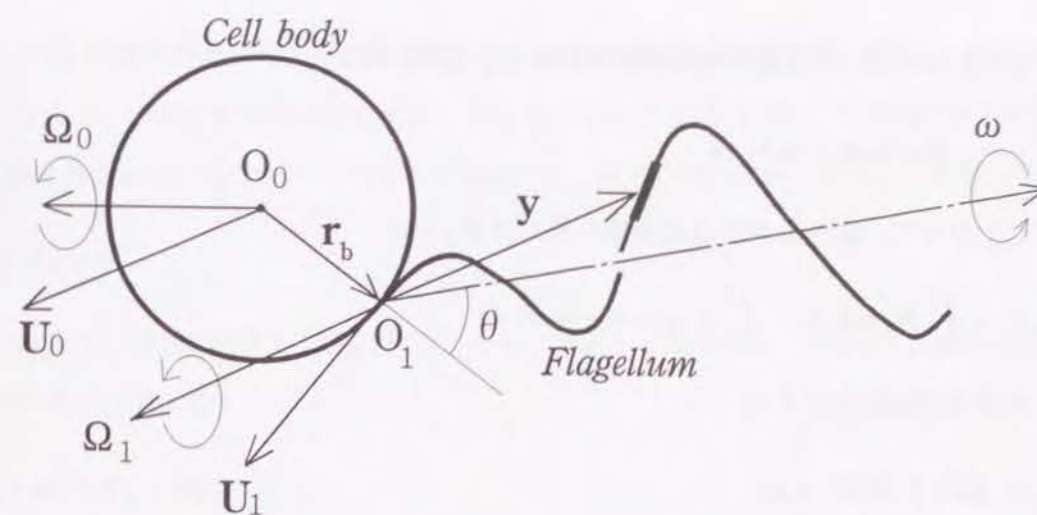


図 5.1: べん毛モータの傾いた細菌の模式図

5.2.2 べん毛に働く力と速度の関係

点 O_1 を原点とする座標系における位置ベクトル \mathbf{y} にあるべん毛の微小部分の速度 \mathbf{u} は、点 O_1 の速度ベクトル \mathbf{U}_1 と点 O_1 のまわりの菌体の角速度ベクトル $\boldsymbol{\Omega}_1$ およびべん毛モータの回転数ベクトル $\boldsymbol{\omega}$ を用いて、

$$\mathbf{u} = \mathbf{U}_1 + (\boldsymbol{\Omega}_1 + \boldsymbol{\omega}) \times \mathbf{y} \quad (5.1)$$

と表される。

位置 \mathbf{y} におけるべん毛の接線ベクトルを \mathbf{t} 、主法線ベクトルを \mathbf{n} 、従法線ベクトルを \mathbf{b} とすると、 \mathbf{u} の接線方向成分の大きさ u_t は、式 (5.1) を用いて、

$$\begin{aligned} u_t &= \mathbf{u} \cdot \mathbf{t} \\ &= \mathbf{t} \cdot \mathbf{U}_1 + (\mathbf{y} \times \mathbf{t}) \cdot (\boldsymbol{\Omega}_1 + \boldsymbol{\omega}) \end{aligned} \quad (5.2)$$

となる。同様にして、 \mathbf{u} の主法線方向成分の大きさ u_n 、従法線方向成分の大きさ u_b はそれぞれ、

$$u_n = \mathbf{n} \cdot \mathbf{U}_1 + (\mathbf{y} \times \mathbf{n}) \cdot (\boldsymbol{\Omega}_1 + \boldsymbol{\omega}) \quad (5.3)$$

$$u_b = \mathbf{b} \cdot \mathbf{U}_1 + (\mathbf{y} \times \mathbf{b}) \cdot (\boldsymbol{\Omega}_1 + \boldsymbol{\omega}) \quad (5.4)$$

となる。

べん毛の微小長さ ds の部分が受ける力の接線成分は、接線方向粘性抵抗係数 K_T を用いて、

$$dF_T = -K_T u_t t \, ds \quad (5.5)$$

である。また法線成分は、法線方向粘性抵抗係数 K_N を用いて、

$$dF_N = -K_N(u_n \mathbf{n} + u_b \mathbf{b}) \, ds \quad (5.6)$$

である。したがって、長さ L のべん毛全体に働く力 F_f は、

$$F_f = - \int_0^L K_T u_t t \, ds - \int_0^L K_N(u_n \mathbf{n} + u_b \mathbf{b}) \, ds \quad (5.7)$$

となり、式(5.2),(5.3),(5.4)から

$$F_f = AU_1 + B(\Omega_1 + \omega) \quad (5.8)$$

と表すことができる。ここで、 A, B はそれぞれ以下に示す a_{ij}, b_{ij} を成分とする3行3列の行列である。

$$a_{ij} = - \int_0^L \{K_T t_i t_j + K_N n_i n_j + K_N b_i b_j\} \, ds \quad (5.9)$$

$$b_{ij} = - \int_0^L \{K_T t_i (\mathbf{y} \times \mathbf{t})_j + K_N n_i (\mathbf{y} \times \mathbf{n})_j + K_N b_i (\mathbf{y} \times \mathbf{b})_j\} \, ds \quad (5.10)$$

ただし、 $(\mathbf{y} \times \mathbf{t})_j$ は、ベクトル $\mathbf{y} \times \mathbf{t}$ の j 方向成分を表すものとする。

また、点 O_1 のまわりの力のモーメントと速度の関係は、

$$\begin{aligned} M_f &= \int_0^L \mathbf{y} \times dF \\ &= - \int_0^L K_T u_t \mathbf{y} \times \mathbf{t} \, ds - \int_0^L K_N(u_n \mathbf{y} \times \mathbf{n} + u_b \mathbf{y} \times \mathbf{b}) \, ds \end{aligned} \quad (5.11)$$

であるので、 F_f の場合と同様に、

$$M_f = CU_1 + D(\Omega_1 + \omega) \quad (5.12)$$

と表すことができる。 C, D はそれぞれ以下に示す c_{ij}, d_{ij} を成分とする3行3列の行列である。

$$c_{ij} = - \int_0^L \{K_T (\mathbf{y} \times \mathbf{t})_i t_j + K_N (\mathbf{y} \times \mathbf{n})_i n_j + K_N (\mathbf{y} \times \mathbf{b})_i b_j\} \, ds \quad (5.13)$$

$$\begin{aligned} d_{ij} &= - \int_0^L \{K_T (\mathbf{y} \times \mathbf{t})_i (\mathbf{y} \times \mathbf{t})_j + K_N (\mathbf{y} \times \mathbf{n})_i (\mathbf{y} \times \mathbf{n})_j \\ &\quad + K_N (\mathbf{y} \times \mathbf{b})_i (\mathbf{y} \times \mathbf{b})_j\} \, ds \end{aligned} \quad (5.14)$$

5.2.3 細菌全体に働く力のつりあい

菌体中心 O_0 の速度ベクトル U_0 と角速度ベクトル Ω_0 が与えられるとき、半径 r_b の菌体に働く流体力 F_b と点 O_0 のまわりの力のモーメント M_b は、それぞれ式(2.23)、式(2.24)で与えられる。

細菌に働く外力はないので、べん毛による推進力は、菌体の抵抗に釣り合う。したがって、

$$F_f + F_b = 0 \quad (5.15)$$

が成り立つ。また、細菌に外から加えられる力のモーメントもないので、点 O_0 のまわりの力のモーメントの釣り合いを考えると、

$$M_f + r_b \times F_f + M_b = 0 \quad (5.16)$$

となる。

点 O_1 と点 O_0 の速度と角速度の関係、

$$U_1 = U_0 - r_b \times \Omega_0 \quad (5.17)$$

$$\Omega_1 = \Omega_0 \quad (5.18)$$

を用いるとともに、式(5.8),(5.12),(2.23),(2.24)を代入すると、式(5.15),(5.16)は、 U_0, Ω_0 を未知数とする6本の方程式となり、べん毛モータの回転数ベクトル ω を与えて解くことができる。

5.2.4 座標系の定義

式(5.15),(5.16)を具体的に解くために、図5.2に示すような3種類の座標系を考える。まず、菌体中心 O_0 を原点とし、菌体に固定された座標系を η 座標系とする。また、べん毛と菌体の接合点 O_1 を原点とし、べん毛モータの回転軸が ξ_3 軸と一致するべん毛に固定された座標系を ξ 座標系とする。時間の経過とともに ξ 座標系は η 座標系に対して回転する。さらに、時刻 $t=0$ において ξ 座標系と一致する、菌体に固定された座標系を ζ 座標系とする。 ζ 座標系は、べん毛の初期の方向を示す。

これらの座標系のいずれかの成分で表された任意のベクトル A を、他の座標系の成分で表すために、以下のような変換行列を考える。

ζ 座標系の基底ベクトル $\zeta_1, \zeta_2, \zeta_3$ が η 座標系の成分で以下のように与えられるものとする。

$$\begin{aligned} \zeta_1 &= (\zeta_{11}, \zeta_{12}, \zeta_{13}) \\ \zeta_2 &= (\zeta_{21}, \zeta_{22}, \zeta_{23}) \\ \zeta_3 &= (\zeta_{31}, \zeta_{32}, \zeta_{33}) \end{aligned} \quad (5.19)$$

これらのベクトルは、 ζ 座標系の基底ベクトルであることから、行列 M を、

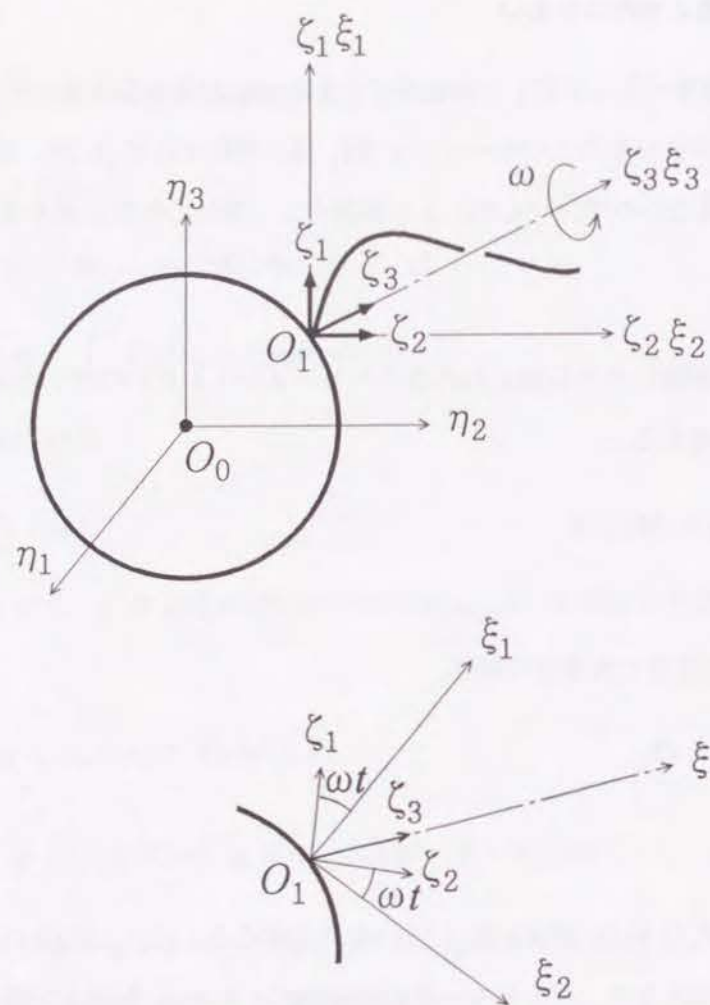


図 5.2: 座標系の定義; $t=0$ において、 ξ 座標系は ζ 座標系と一致する

$$M = \begin{bmatrix} \zeta_1^T & \zeta_2^T & \zeta_3^T \end{bmatrix}^{-1} = \begin{bmatrix} \zeta_{11} & \zeta_{12} & \zeta_{13} \\ \zeta_{21} & \zeta_{22} & \zeta_{23} \\ \zeta_{31} & \zeta_{32} & \zeta_{33} \end{bmatrix} \quad (5.20)$$

と定義すると、 η 座標系の成分で表した任意のベクトル A^η は、 ζ 座標系の成分で

$$A^\zeta = M A^\eta \quad (5.21)$$

と表すことができる。ただし、上添字はベクトルがどの座標系の成分で表されているかを示すものとする。

また、 ξ 座標系と ζ 座標系の関係は、 ξ_3 軸 (= ζ_3 軸) まわりの角速度 ω の回転であることから、行列 N を、

$$N = \begin{bmatrix} \cos(\omega t) & \sin(\omega t) & 0 \\ -\sin(\omega t) & \cos(\omega t) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (5.22)$$

と定義すると、

$$A^\xi = N A^\zeta \quad (5.23)$$

となる。

行列 T を、

$$T = NM \quad (5.24)$$

と定義すると、式 (5.21) と式 (5.23) から、 η 座標系と ξ 座標系の変換、

$$A^\xi = T A^\eta \quad (5.25)$$

が成立する。

べん毛の形状を定義し、そこに働く力を評価するにはべん毛に固定した ξ 座標系を用いる。これによって、行列 A, B, C, D は、定数行列になる。一方、式 (5.15), (5.16) は、べん毛が複数の場合を扱うことを考慮して、菌体に固定された η 座標系で扱う。

式 (5.25) を使って、 ξ 座標系の成分で表した式 (5.8), (5.12) を η 座標系に変換し、さらに式 (5.17), (5.18) を用いると、

$$F_f^\eta = T^{-1} A T U_0^\eta + T^{-1} (B T - A T R) \Omega_0^\eta + T^{-1} B \omega^\xi \quad (5.26)$$

$$M_f^\eta = T^{-1} C T U_0^\eta + T^{-1} (D T - C T R) \Omega_0^\eta + T^{-1} D \omega^\xi \quad (5.27)$$

となる。ただし、行列 R は、

$$R = \begin{bmatrix} 0 & -r_{b3} & r_{b2} \\ r_{b3} & 0 & -r_{b1} \\ -r_{b2} & r_{b1} & 0 \end{bmatrix} \quad (5.28)$$

で定義され、任意のベクトル A を用いて、 $RA = r_b \times A$ となる。また、べん毛モータの角速度ベクトルは、

$$\omega^\xi = (0, 0, \omega)^T \quad (5.29)$$

と、 ξ 座標系の成分のまま扱う。

式 (5.15), (5.16) に式 (2.23), (2.24), (5.26), (5.27) を代入すると、

$$\{T^{-1} A T - 6\pi\mu r_b I\} U_0^\eta + \{T^{-1} (B T - A T R)\} \Omega_0^\eta = -\{T^{-1} B\} \omega^\xi \quad (5.30)$$

$$\begin{aligned} \{ (T^{-1}C + RT^{-1}A)T \} U_0^\eta + \{ T^{-1}(DT - CTR) + RT^{-1}(BT - ATR) - 8\pi\mu r_b^3 I \} \Omega_0^\eta \\ = - \{ T^{-1}D + RT^{-1}B \} \omega^\xi \quad (5.31) \end{aligned}$$

となる。ここで、 I は、3行3列の単位行列である。

式(5.30), (5.31) から、 ω^ξ を与えて、各瞬間における菌体の並進速度ベクトル U_0^η 、および角速度ベクトル Ω_0^η を求めることができる。ただし、 N が時間に依存するので、 U_0^η 、 Ω_0^η は時間とともに変化する。

5.2.5 菌体の移動

静止座標系から見ると、 η 座標系は時間とともに移動する。静止座標系から見た η 座標系の基底ベクトル η_1, η_2, η_3 の運動は、各時刻において

$$\frac{d\eta_i}{dt} = \Omega_0 \times \eta_i \quad (i = 1, 2, 3) \quad (5.32)$$

と表される。 Ω_0 は、

$$\begin{aligned} \Omega_0 &= (\Omega_{01}, \Omega_{02}, \Omega_{03})^\eta \\ &= \Omega_{01} \eta_1 + \Omega_{02} \eta_2 + \Omega_{03} \eta_3 \end{aligned} \quad (5.33)$$

と、静止座標系の成分で表示する。

また、点 O_0 は速度 U_0 で移動するので、静止座標系における点 O_0 の位置ベクトルを R とすると、

$$\frac{dR}{dt} = U_0 \quad (5.34)$$

となる。 Ω_0 と同様に U_0 は、

$$\begin{aligned} U_0 &= (U_{01}, U_{02}, U_{03})^\eta \\ &= U_{01} \eta_1 + U_{02} \eta_2 + U_{03} \eta_3 \end{aligned} \quad (5.35)$$

と、静止座標系の成分で表示する。

式(5.32) と式(5.34) を積分することで、静止座標系から見た η 座標系の運動を求めることができる。菌体上やべん毛上の任意の点の軌跡も同様に求められる。

5.2.6 一本のべん毛の場合

べん毛が一本の場合には、力と力のモーメントの釣り合いの式を扱うのに、 η 座標系よりも ξ 座標系を用いる方が簡便である。

まず、力の釣り合いの式(5.30) を書き換えると、

$$\{ AT - 6\pi\mu r_b T \} U_0^\eta + \{ BT - ATR \} \Omega_0^\eta = - \{ B \} \omega^\xi \quad (5.36)$$

となり、さらに、式(5.17), (5.18) を用いて、菌体中心 O_0 の速度ベクトル U_0 と角速度ベクトル Ω_0 を菌体とべん毛の接合点 O_1 の速度ベクトル U_1 と角速度ベクトル Ω_1 に書き換えると、

$$\{ A - 6\pi\mu r_b I \} U_1^\xi + \{ B - 6\pi\mu r_b TRT^{-1} \} \Omega_1^\xi = - \{ B \} \omega^\xi \quad (5.37)$$

となる。

変換行列 T は、座標系間の回転変換を行うものであり、すべてのベクトルを長さを変えないことなく、同じように回転させる。したがって、この式の左辺の最後の項は、次のように考えられる。

$$\begin{aligned} TRT^{-1} \Omega_1^\xi &= T (r_b^\eta \times \Omega_1^\eta) \\ &= r_b^\xi \times \Omega_1^\xi \\ &= R^\xi \Omega_1^\xi \end{aligned} \quad (5.38)$$

すなわち、 $r_b^\eta \times \Omega_1^\eta$ を ξ 座標系に変換したものと、 $r_b^\xi \times \Omega_1^\xi$ は等しく、 TRT^{-1} は、 ξ 座標系で表した r_b の成分を用いて表現した行列 R^ξ に置き換えることができる。ただし、 R^ξ は時間に依存する。

式(5.37) に式(5.38) を代入すると、

$$\{ A - 6\pi\mu r_b I \} U_1^\xi + \{ B - 6\pi\mu r_b R^\xi \} \Omega_1^\xi = - \{ B \} \omega^\xi \quad (5.39)$$

となる。

力のモーメントの釣り合い式は、式(5.30) と式(5.31) の差をとると、

$$\{ T^{-1}CT + 6\pi\mu r_b R \} U_0^\eta + \{ T^{-1}(DT - CTR) - 8\pi\mu r_b^3 I \} \Omega_0^\eta = - \{ T^{-1}D \} \omega^\xi \quad (5.40)$$

となるので、

$$\{ C + 6\pi\mu r_b TRT^{-1} \} U_1^\xi + \{ D + 6\pi\mu r_b TRRT^{-1} - 8\pi\mu r_b^3 I \} \Omega_1^\xi = - \{ D \} \omega^\xi \quad (5.41)$$

と変形できる。ここで、 $TRRT^{-1}$ は、式(5.38) で考えたのと同様に $R^\xi R^\xi$ に置き換えることができる。

また、行列 R_2 を、

$$R_2 = \begin{bmatrix} r_{b1}^2 & r_{b1}r_{b2} & r_{b1}r_{b3} \\ r_{b1}r_{b2} & r_{b2}^2 & r_{b2}r_{b3} \\ r_{b1}r_{b3} & r_{b2}r_{b3} & r_{b3}^2 \end{bmatrix} \quad (5.42)$$

と定義すると、

$$RR = -r_b^2[I] + R_2 \quad (5.43)$$

なので、式(5.41)は、

$$\{C + 6\pi\mu r_b R^\xi\} U_1^\xi + \{D + 6\pi\mu r_b R_2^\xi - 14\pi\mu r_b^3 I\} \Omega_1^\xi = -\{D\} \omega^\xi \quad (5.44)$$

となる。

式(5.39),(5.44)から U_1^ξ , Ω_1^ξ が求められるので、菌体中心 O_0 の速度ベクトル U_0 と角速度ベクトル Ω_0 は、式(5.17),(5.18)を使って得ることができる。この際、 R^ξ , R_2^ξ は、時間に依存するので、 U_1^ξ , Ω_1^ξ は時間とともに変化する。

なお、式(5.30), (5.31)は、 $y = r_f - r_b$ と置き換え、べん毛モータの軸が菌体の半径方向を向いているという仮定のもとに、第2章で導いた式(2.27)と一致する。

5.2.7 複数のべん毛の場合

以上に示した方法は、複数のべん毛がある場合にも簡単に拡張できる。まず、式(5.8),(5.12)の行列 A, B, C, D をそれぞれのべん毛に固定された座標系で別々に計算する。その後、一本のべん毛の場合と同様に、力と力のモーメントを η 座標系の成分で表し、それらを加える。すなわち、 N 本のべん毛の場合、 k 番目のべん毛に関する値を上添字 k で表すと、式(5.15), (5.16)は、

$$\sum_{k=1}^N F_f^k + F_b = 0 \quad (5.45)$$

$$\sum_{k=1}^N (M_f + r_b \times F_f)^k + M_b = 0 \quad (5.46)$$

と修正される。それにとまって、式(5.30), (5.31)は、

$$\begin{aligned} & \left\{ \sum_{k=1}^N [M^{-1} N'^{-1} A N' M]^k - 6\pi\mu r_b I \right\} U_0^\eta \\ & + \left\{ \sum_{k=1}^N [M^{-1} N'^{-1} (B N' M - A N' M R)]^k \right\} \Omega_0^\eta \\ & = - \left\{ \sum_{k=1}^N [\nu M^{-1} N'^{-1} B]^k \right\} \omega^\xi \end{aligned} \quad (5.47)$$

$$\begin{aligned} & \left\{ \sum_{k=1}^N [M^{-1} N'^{-1} C + R M^{-1} N'^{-1} A] N M \right\}^k U_0^\eta \\ & + \left\{ \sum_{k=1}^N [M^{-1} N'^{-1} (D N' M - C N' M R)]^k \right. \\ & \quad \left. + \sum_{k=1}^N [R M^{-1} N'^{-1} (B N' M - A N' M R)]^k - 8\pi\mu r_b I \right\} \Omega_0^\eta \\ & = - \left\{ \sum_{k=1}^N [\nu (M^{-1} N'^{-1} D + R M^{-1} N'^{-1} B)]^k \right\} \omega^\xi \end{aligned} \quad (5.48)$$

となる。

行列 A, B, C, D, M, N', R および ν は、べん毛毎に異なる。行列 A, B, C, D は、べん毛の形状に依存し、 M はべん毛の方向を表す。 ν は k 番目と1番目のべん毛モータの回転数の比を表しており、 N' は

$$N' = \begin{bmatrix} \cos(\nu\omega t) & \sin(\nu\omega t) & 0 \\ -\sin(\nu\omega t) & \cos(\nu\omega t) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (5.49)$$

である。また、 R はべん毛の位置を表す。これらをべん毛毎に計算し、1番目のべん毛モータの回転数 ω を与えると、式(5.47)、式(5.48)から、 U_0^η, Ω_0^η を求めることができる。

5.3 傾いた一本のべん毛をもつ細菌の運動

5.3.1 計算モデル

図 5.3 に概略を示すような、球形の菌体をもち、菌体の半径方向に対してべん毛モータの回転軸が角度 θ だけ傾いた単毛性細菌についての解析例を示す。細菌の寸法は、表 2.1 に示したものを、べん毛の関数は式 (2.83) で表している。

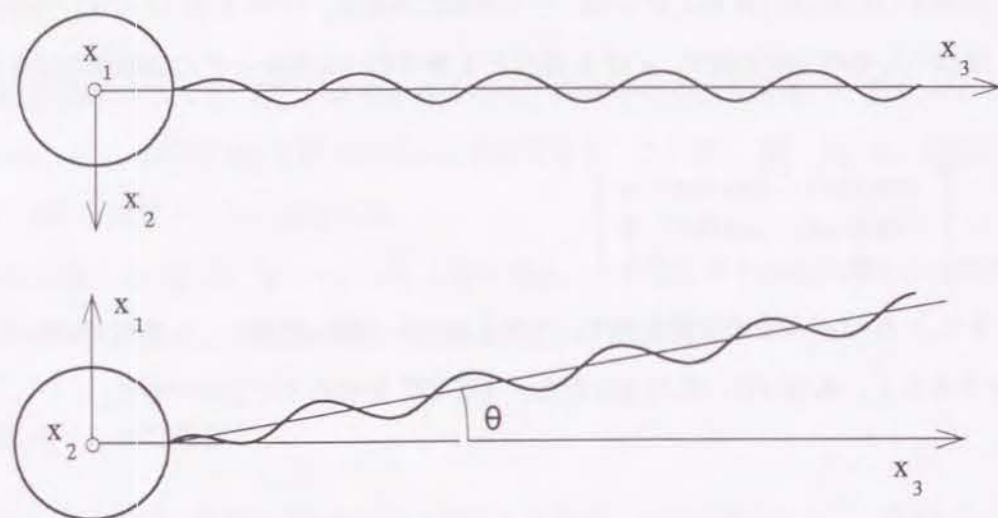


図 5.3: 傾いたべん毛をもつ細菌の模式図

5.3.2 べん毛の粘性抵抗係数

解析に先立ち、第 4 章で示した方法を用いて、細長物体理論によって、粘性抵抗係数を求める。図 5.4 に示すように、べん毛モータの回転軸が菌体中心を通る場合には、細菌全体の形状は変化しないが、べん毛モータの中心軸が傾いている場合には、べん毛の回転角 κ によって、細菌の形状が変化するため、粘性抵抗係数も変化する事が予想される。そこで、 κ と粘性抵抗係数の関係についてあらかじめ調べる。

図 5.5 に、第 4 章で定義した菌体とべん毛の流体力学的な相互作用の大きさの指標である ε とべん毛の回転角 κ との関係を示す。べん毛の傾き角 θ が大きくなると、 κ の値によっては相互作用の大きさが大きくなって来るが、 $\theta = 60^\circ$ の場合でも最大 0.2 程度であり、菌体とべん毛の相互作用はあまり大きくない。

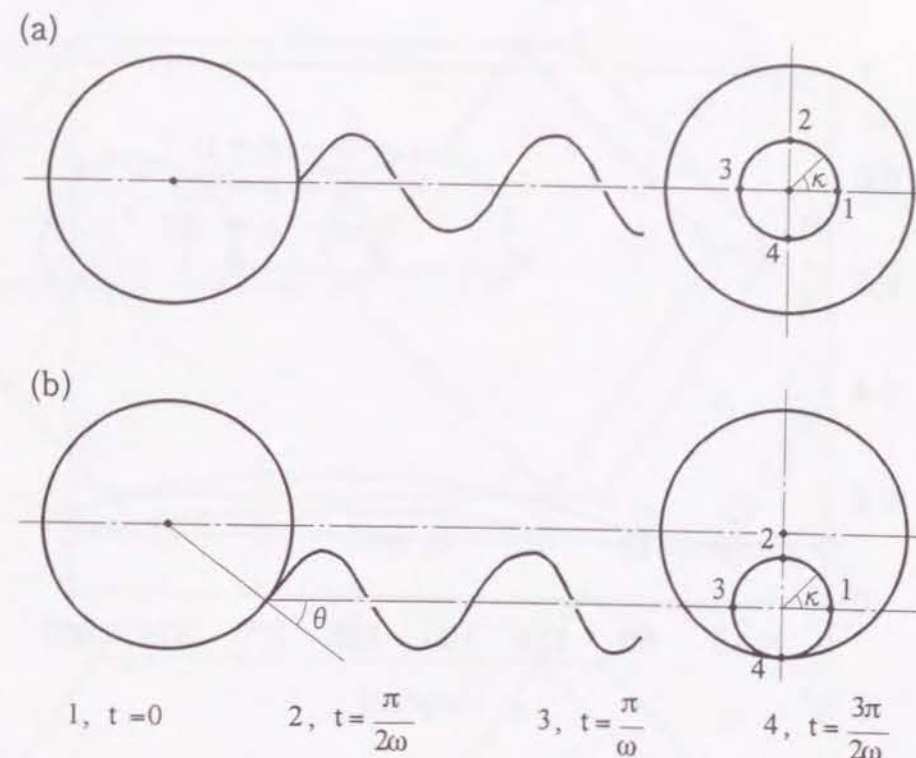


図 5.4: べん毛の回転に伴う細菌形状の変化 (a) べん毛モータの回転軸が菌体中心を通る場合、(b) べん毛モータの回転軸が角度 θ 傾いた場合

図 5.6 は、べん毛の回転角 κ と無次元粘性抵抗係数 C_T, C_N との関係を示したものである。 κ の変化にともなって、粘性抵抗係数の値は若干変化するが、ほぼ一定値である。また、べん毛の傾き角 θ が変化しても、粘性抵抗係数の値はあまり変化しない。そこで以下では、 $\theta = 0^\circ$ のときの無次元粘性抵抗係数の値、

$$C_T = 1.89 \quad (5.50)$$

$$C_N = 2.83 \quad (5.51)$$

を用いる。

5.3.3 細菌の速度と軌跡

$\theta = 0^\circ, 15^\circ, 30^\circ$ の場合について、菌体中心 O_0 の軌跡を、図 5.7 に示す。時刻 $t = 0$ において、点 O_0 は、 $(0, 0, 0)$ にある。 $\theta = 0^\circ$ のときには、第 2 章で調べたように、細菌の軌跡は螺旋形になる。一方、 $\theta \neq 0^\circ$ の場合には、細菌の軌跡は、回転方向、半径および螺旋ピッチの異なる二つの螺旋形状を重ね合わせたような二重螺旋の形になっている。ただし、これらの図は、軌跡の螺旋構造を

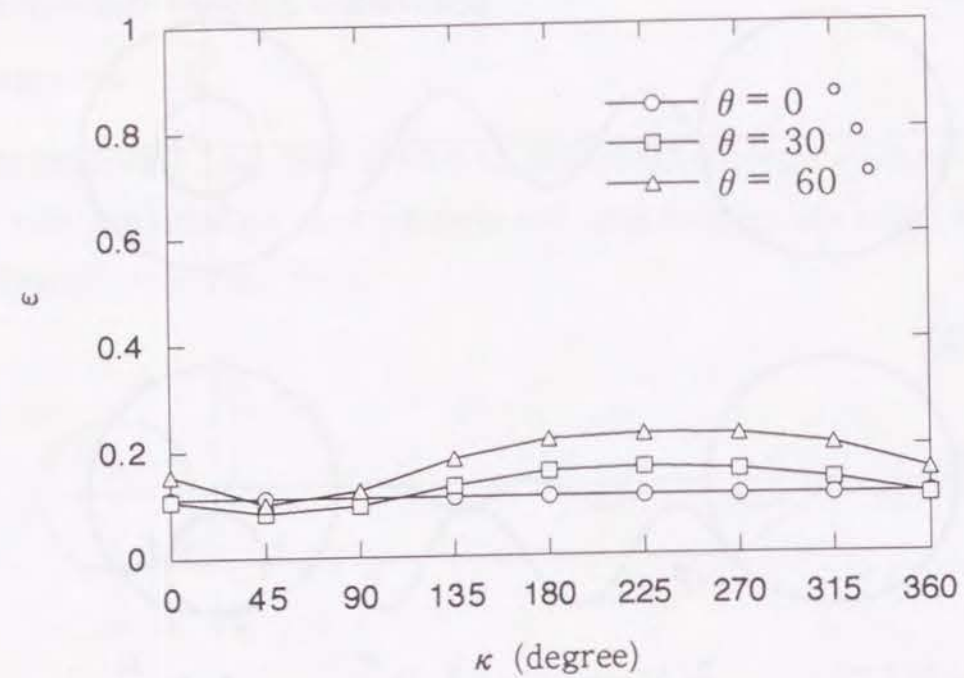


図 5.5: 菌体とぺん毛の相互作用の大きさ

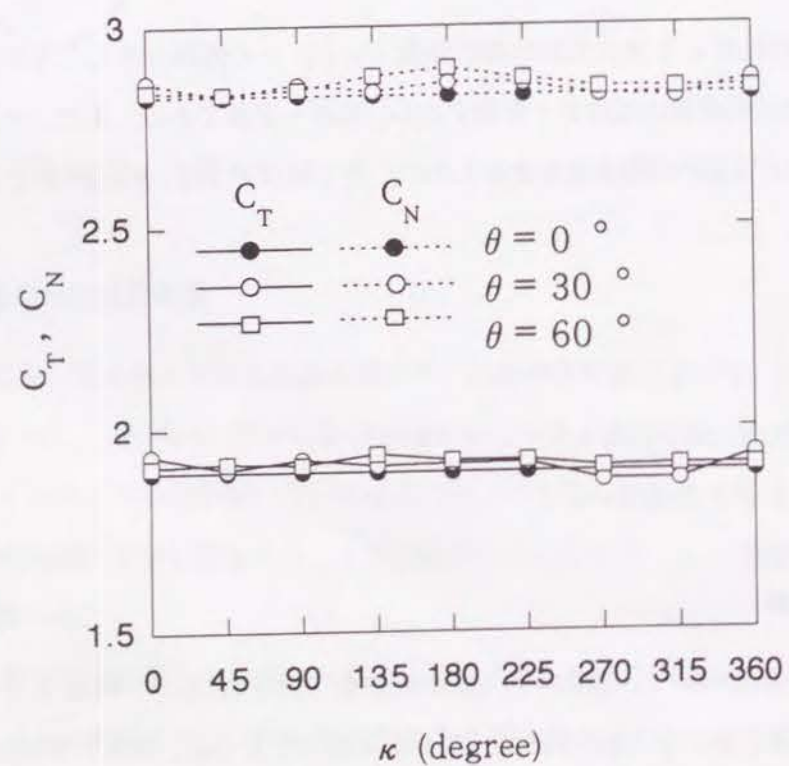


図 5.6: ペン毛の無次元粘性抵抗係数

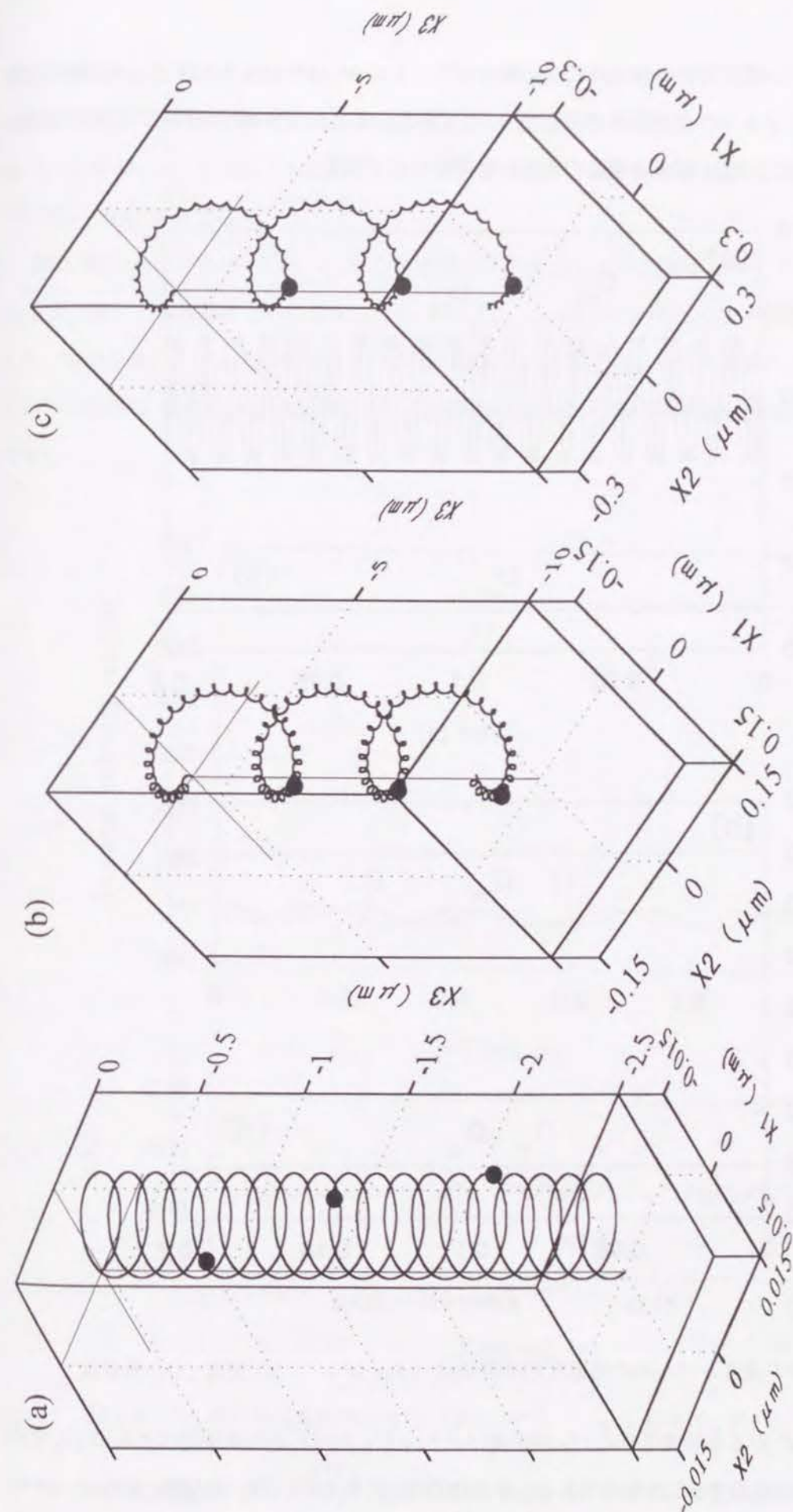


図 5.7: 菌体中心の軌跡
(a) $\theta = 0^\circ$ (●, 0.05 秒毎), (b) $\theta = 15^\circ$ (●, 0.25 秒毎), (c) $\theta = 30^\circ$ (●, 0.25 秒毎)

見やすくするために、螺旋軌跡の軸方向に X_3 軸をとり、 $\theta = 0^\circ, 15^\circ$ の場合には X_1, X_2 軸の尺度を X_3 軸の 33.3 倍、 $\theta = 30^\circ$ の場合には 16.7 倍にしてある。また、 $\theta = 0^\circ$ の場合には 0.05 秒毎、 $\theta = 15^\circ, 30^\circ$ の場合には 0.25 秒毎の細菌の位置に丸印をつけてある。

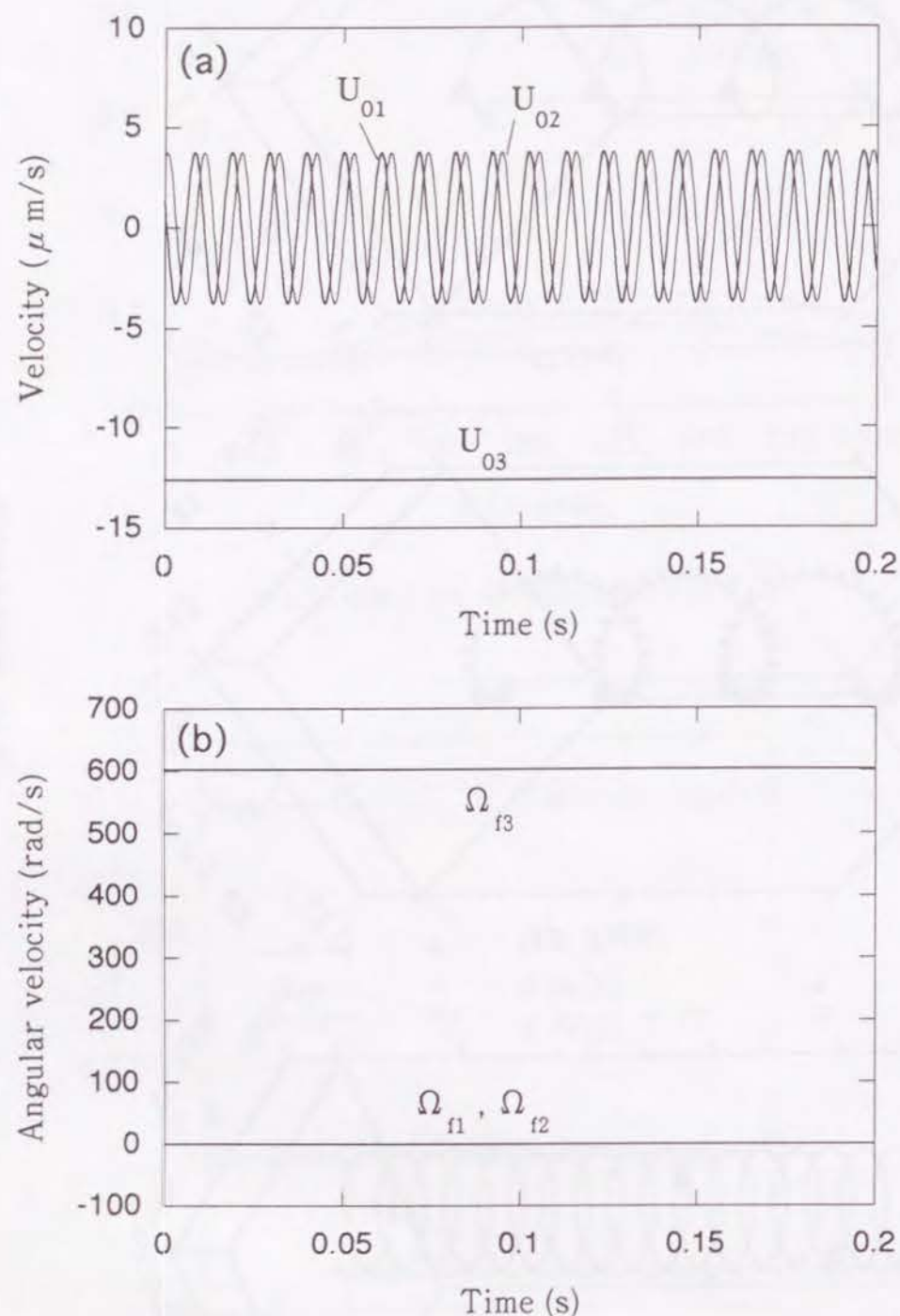


図 5.8: 細菌の速度とべん毛の角速度の時間変化 ($\theta = 0^\circ$) (a) 速度, (b) 角速度

図 5.8 は、 $\theta = 0^\circ$ のときの菌体中心 O_0 の速度ベクトル U_0 とべん毛の角速度ベクトル Ω_f の時間変化を X 座標系の成分で示したものである。第 2 章で示したように、 Ω_f が時間によらず一定で、

軌跡が螺旋形になることから明らかなように、菌体中心 O_0 の速度の X_3 成分は一定となり、 X_1, X_2 成分は、互いに 90° 位相がずれた周期 $2\pi/|\Omega_f|$ の正弦波動的な時間変動をする。また、べん毛の角速度ベクトル Ω_f は、3 成分ともに時間によらず一定であり、 X_3 軸が螺旋軌跡の軸と一致しているで、 Ω_{f1}, Ω_{f2} は 0 となる。

図 5.9 は、 $\theta = 15^\circ$ のときのべん毛の角速度ベクトル Ω_f の時間変化を示したものである。 X_1, X_2, X_3 成分とも時間とともに変動している。 X_1, X_2 成分の変動は、 X_3 成分の変動に比べて大きく、周期が長い。べん毛の傾き角 θ が小さい場合には、 X_1, X_2 成分の変動の周期は、べん毛の平均的な回転周期 $2\pi/|\Omega_f|$ にほぼ等しく、 X_3 成分の周期は、菌体の平均的な回転周期 $2\pi/|\Omega_0|$ にほぼ等しい。

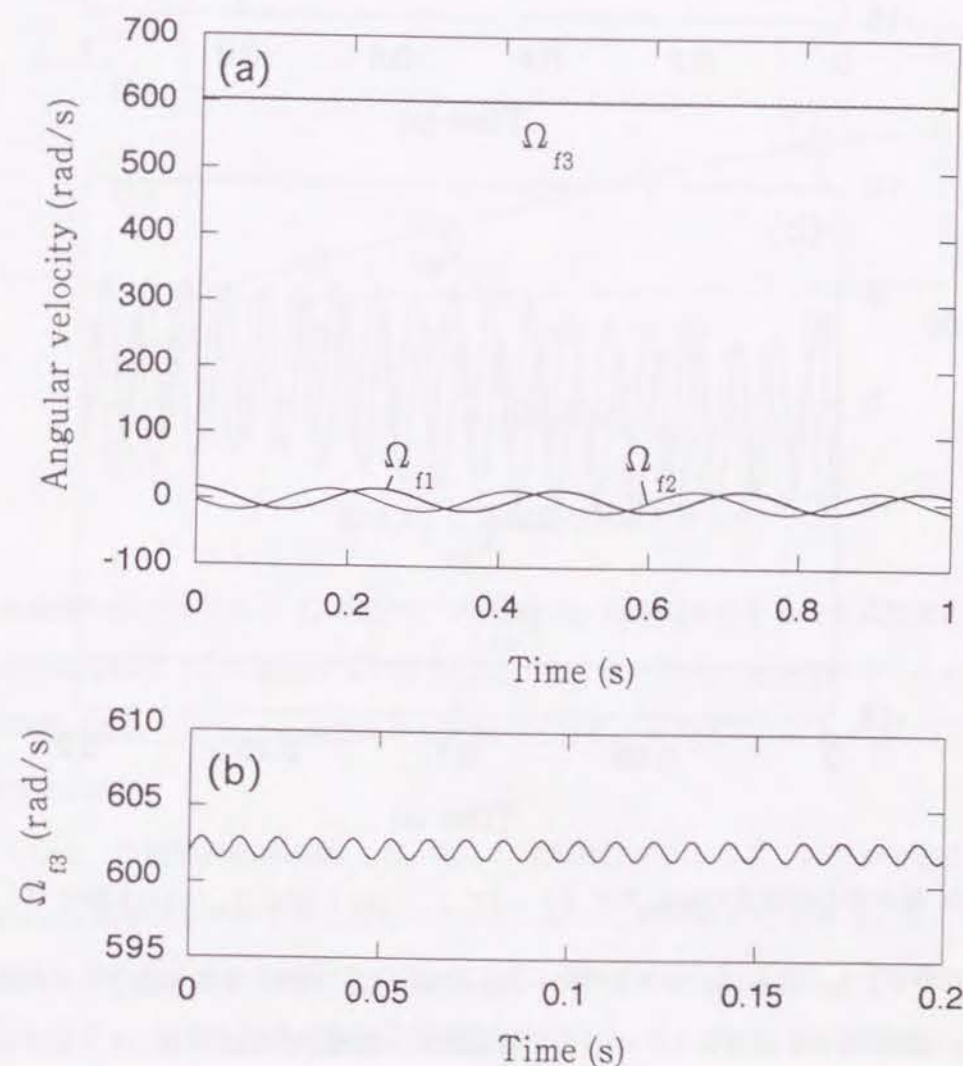


図 5.9: べん毛の角速度の時間変化 ($\theta = 15^\circ$) (a) 1 秒まで, (b) 0.2 秒まで

べん毛の回転角速度ベクトル Ω_f や菌体の回転角速度ベクトル Ω_0 の変動に対応して、菌体中心

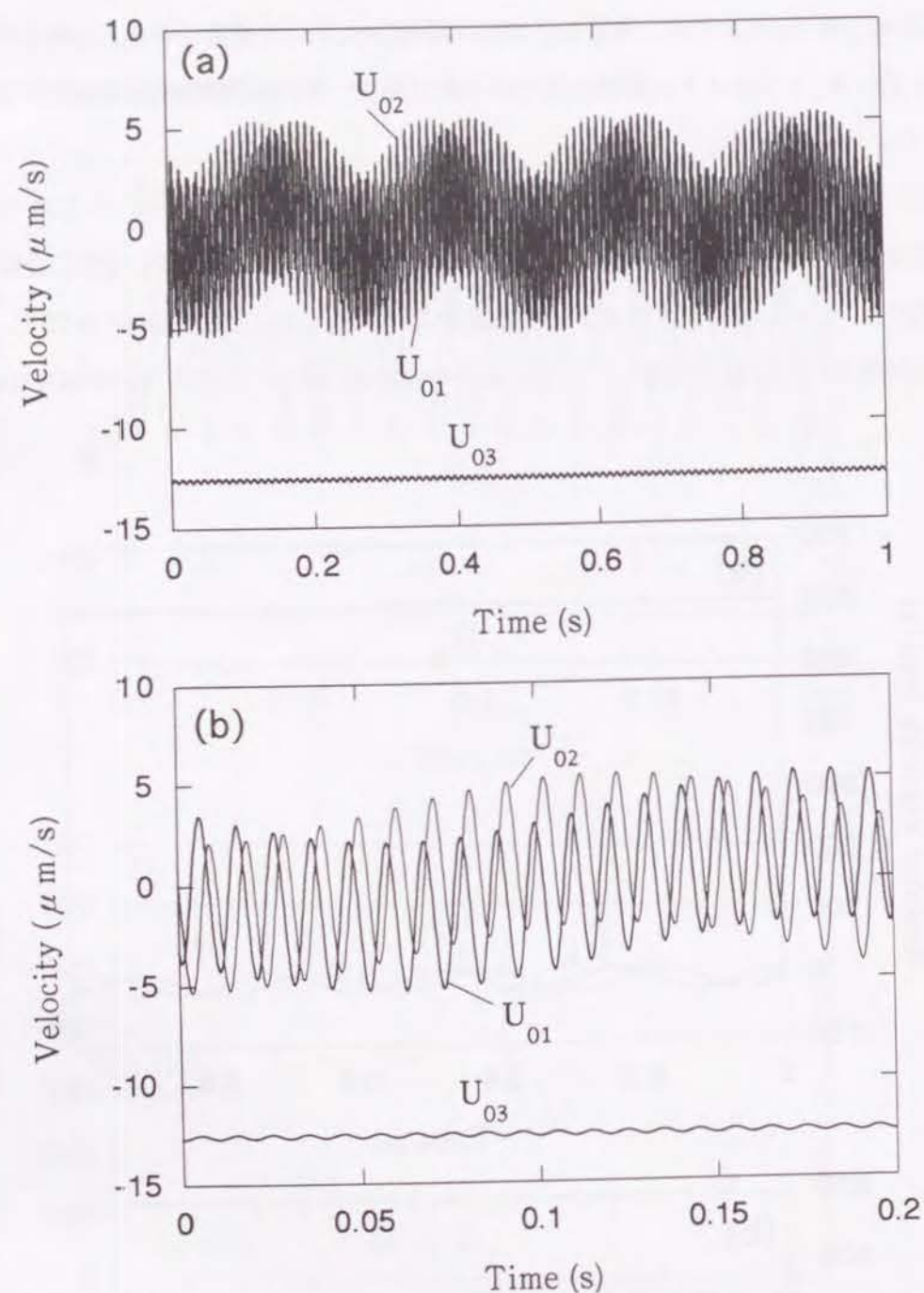


図 5.10: 菌体中心の速度の時間変化 ($\theta = 15^\circ$) (a) 1 秒まで, (b) 0.2 秒まで

O_0 の速度ベクトル U_0 も、図 5.10 に示すように、長い周期と短い周期の変動が混ざった時間変化をする。すなわち、図 5.7 に示した $\theta = 15^\circ$ の場合に見られる二重螺旋の軌跡において、小さい螺旋はべん毛の回転に対応する短い周期のものであり、大きい螺旋は菌体の回転に対応する長い周期のものである。ただし、べん毛の傾き角 θ が大きくなると、これらの変動の周期は、それぞれ $2\pi/|\Omega_f|$ 、 $2\pi/|\Omega_0|$ からずれてくる。

二重螺旋軌跡の半径 ρ 、ピッチ Υ とべん毛の傾き角 θ の関係を図 5.11 に示す。ただし、 ρ は二重螺旋の内径と外径の平均値から求めた大きい螺旋の半径、 Υ は大きい螺旋のピッチである。 θ が大きくなるにつれて、 ρ 、 Υ ともに大きくなっていく。図 5.7 からわかるように、 $\theta = 0^\circ$ のときの単一螺旋の半径が、菌体半径の 1% に満たないのに対して、 $\theta = 15^\circ$ のときの二重螺旋の半径は、約一桁大きな値となっている。

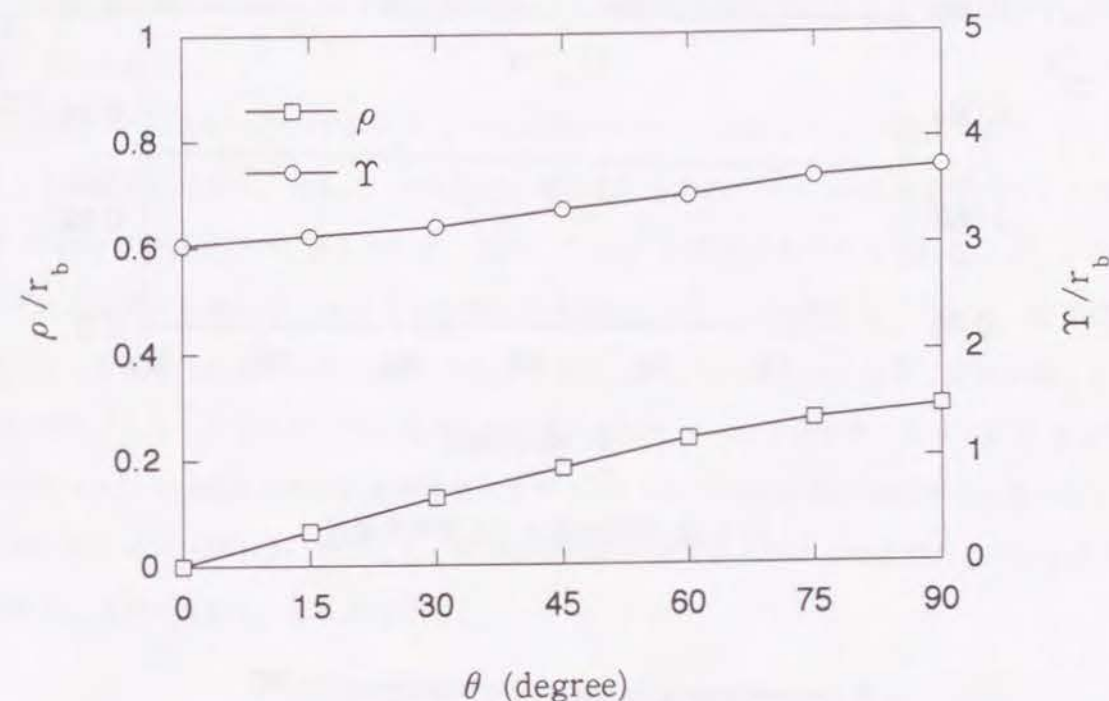


図 5.11: 二重螺旋の半径とピッチ

二重螺旋の軸方向である X_3 軸方向への速度 U_{03} は時間変動するので、細菌の推進速度 U_m を $|U_{03}|$ の時間平均値として定義する。図 5.12 は、 U_m とべん毛の角速度ベクトルの X_3 軸方向成分 Ω_{f3} の時間平均値 $\overline{\Omega_{f3}}$ と θ の関係を示したものである。 θ の変化による U_m 、 $\overline{\Omega_{f3}}$ の変化は、いずれも非常に小さい。

図 5.13 は、二重螺旋軌跡の軸 (X_3 軸) の方向単位ベクトルを、図 5.3 の時刻 $t = 0$ における $O_0 - x_1x_2x_3$ 座標系の成分で表したものである。図には $\theta = 0^\circ$ のときの X_3 軸と $\theta \neq 0^\circ$ のときの X_3 軸がなす角の大きさ γ もあわせて示してある。図 5.3 に示したように、べん毛の傾き角 θ は時刻 $t = 0$ における x_2 軸まわりの角度として定義されている。 $\theta = 0^\circ$ のとき、細菌は x_3 軸の負の方向に進んでいくが、 θ の増加とともに、 x_1 軸の負の方向に向くようになる。 γ は θ とほぼ等しく、細菌はべん毛の回転軸に対し、ほぼ逆の方向に進んでいくことがわかる。

ここで扱っているような、菌体に比べてべん毛が長く、べん毛巻き数の多い細菌では、べん毛の

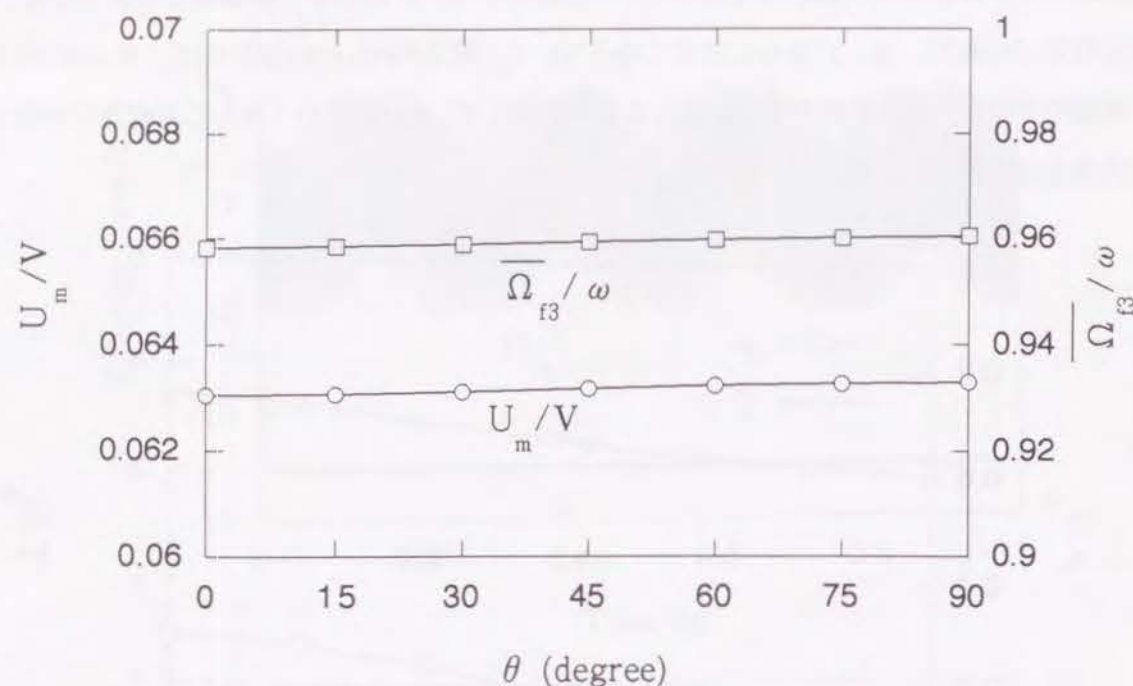


図 5.12: 推進速度とべん毛の角速度

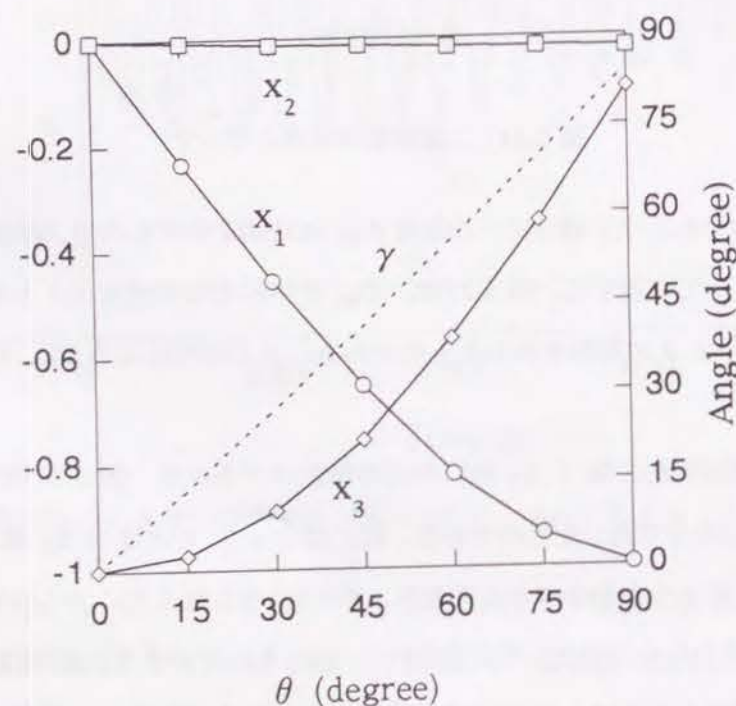


図 5.13: 二重螺旋軌跡の方向ベクトル

発生する力と力のモーメントがべん毛螺旋の軸にほぼ平行であることと、 $\theta \neq 0^\circ$ のときに、べん毛の回転軸が菌体中心を通らないことから生じる力のモーメントは、べん毛で生じる力のモーメントに比べて小さいことから、 X_3 軸方向への運動については、 θ の影響はあまりなく、細菌はべん毛モータの回転軸とほぼ逆の方向にほぼ一定の推進速度 U_m で進んでいく。一方、 X_3 軸に直角な方向に関しては、べん毛で発生する力と力のモーメントの大きさが小さく、べん毛の回転軸が菌体中心を通らないことから生じる力のモーメントの影響が現れ、二重螺旋軌跡の半径 ρ およびピッチ Υ が変化するものと考えられる。

図 5.14 は、べん毛モータの仕事率 P とそれを用いて求めた効率 η と θ の関係である。べん毛の回転による細菌形状の変化とともに、べん毛モータにかかる力のモーメントも時間変化するので、仕事率 P は時間平均値を用いて表している。なお、この P の変化は数%程度である。 \bar{P} 、 η の変化は、いずれも非常に小さいが、 θ とともに増加する傾向にある。この傾向は、図 5.12、図 5.13 の結果と合わせて次のように考えられる。 θ が大きくなり、べん毛の回転軸に対して菌体が傾くと、菌体の振れ回りが大きくなるので、べん毛モータに働く力のモーメントが大きくなり、 P が増加する。この力のモーメントは菌体の逆回転を増す働きをするが、べん毛の回転軸が菌体中心を通らないことによる力のモーメントが小さいながらも、菌体の逆回転の増加分を抑える程度の大きさがあるため、推進速度 U_m は若干増加し、 η も増加する。

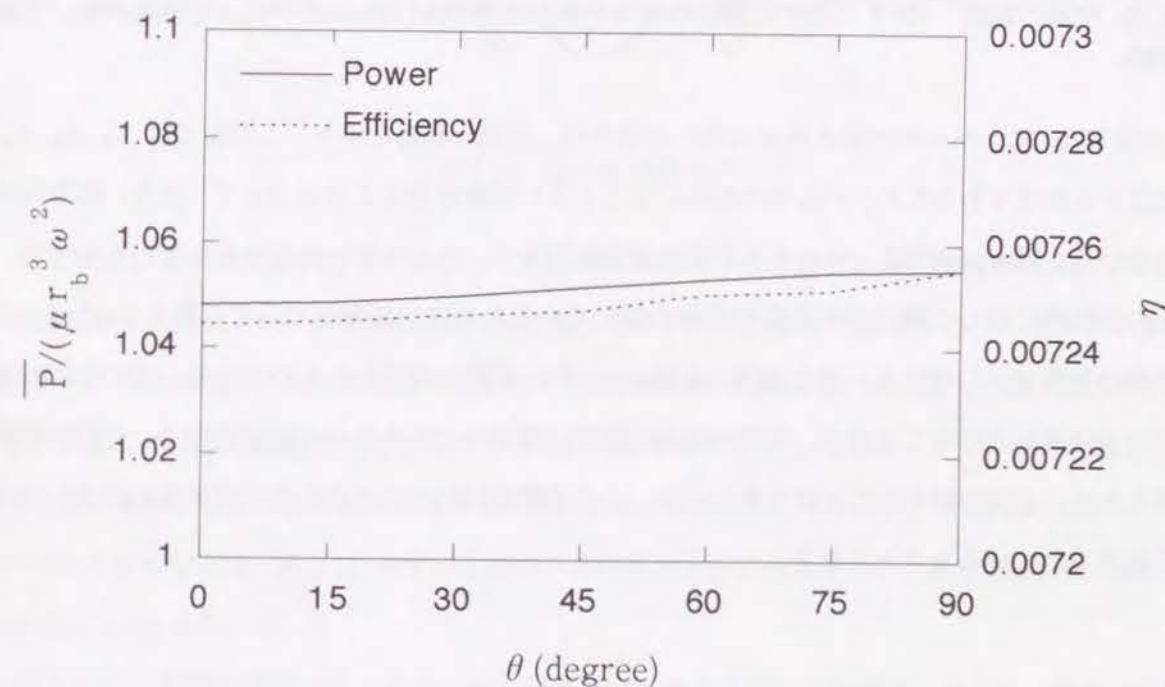


図 5.14: べん毛モータの仕事率と効率

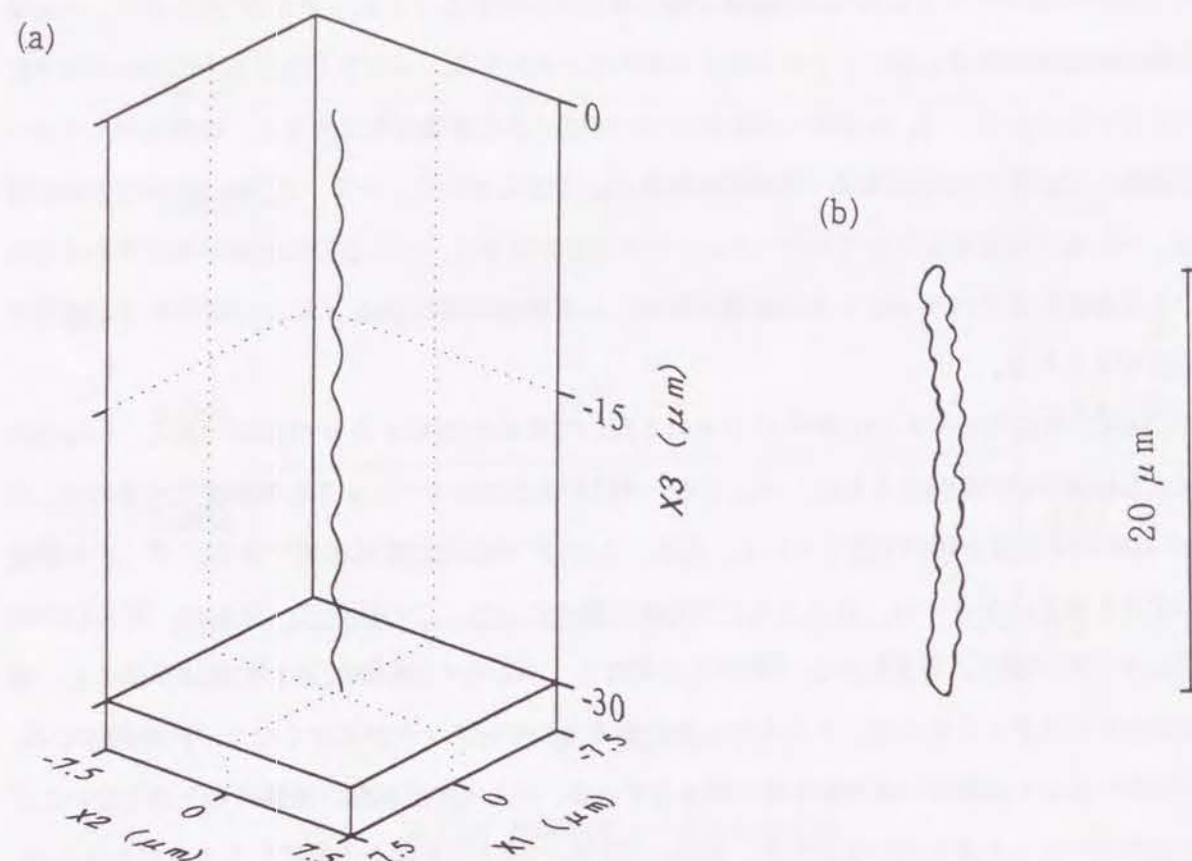


図 5.15: 細菌の軌跡 (a) $\theta = 60^\circ$ の場合の菌体中心の軌跡, (b) Macnab⁽⁶⁾による菌体の傾いた細菌の軌跡

図 5.15(a) に、べん毛の傾き角 $\theta = 60^\circ$ の場合の二重螺旋軌跡を示す。この図では X_1, X_2, X_3 軸の尺度をあわせてあるため、べん毛の回転による小さい螺旋は見る事ができず、大きい螺旋のみが現れている。Macnab⁽⁶⁾は、サルモネラ菌の突然変異体で、べん毛を一本しかもたないものでは、べん毛の回転軸に対して楕円形の菌体の長軸が傾いているために、菌体がぐらぐら動く (wobble) ことを軌跡の写真で示している。図 5.15(b) は Macnab⁽⁶⁾の写真を模写したものである。この軌跡の平面形状は正弦波状の形をしており、実際の軌跡の形状は螺旋形であるものと推定される。寸法や形状が不明なため、直接比較することはできないが、この螺旋軌跡はここで示した二重螺旋の大きい方の螺旋が観察されていると考えられる。

5.4 二本のべん毛をもつ細菌の運動

5.4.1 菌体中心に対して点対称なべん毛

べん毛が一本の場合には、べん毛が発生する力のモーメントを釣り合わせるために、菌体がべん毛とは逆方向に回転する。そのため、べん毛の実質的な回転速度はべん毛モータの回転速度よりも小さくなる。この菌体の逆回転を抑えることができれば、細菌はもっと速く進むことができる。自然界の微生物には、二本目の鞭毛を使って力のモーメントの釣り合いをとっているものがある⁽⁷⁾。例えば、クラミドモナスは二本の鞭毛を左右対称に動かすことにより、力のモーメントの釣り合いをとって泳いでいる。ギムノジニウムは細胞の横についた溝の中の小さな鞭毛を動かすことによって、細胞の逆回転を抑えている。デスマフィシーの仲間には、二本の鞭毛のうち、一本は推進のために激しく動かすのに対して、もう一本をゆっくりと動かして釣り合いをとっているものがある。また、運動形態は明らかでないが、プセウドモナスなどの極毛性細菌は、菌体の両側にべん毛をもっており、それらを力のモーメントの調整のために用いているように思われる。

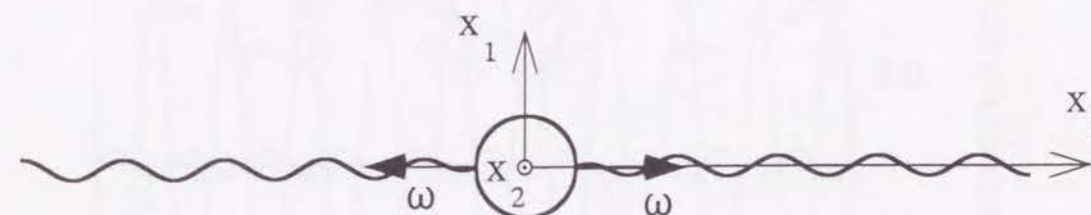


図 5.16: 極毛性細菌モデル

ここでは、その最も単純なモデルとして、菌体の両端にべん毛のある極毛性細菌の場合を考える。図 5.16 に示すように、 $t = 0$ で菌体中心 O_0 に関して点対称に左巻きと右巻きのべん毛が一本ずつあり、互いに逆方向に (どちらも菌体中心から半径方向を向いた角速度ベクトル ω で) 回転する。べん毛の数をこのような配置で増すことによって、べん毛で発生する力のモーメントが打ち消し合い、細菌は速く進むことができるものと考えられる。菌体の大きさや、それぞれのべん毛の形状、べん毛モータの角速度などは、表 2.1 に示すべん毛が一本の場合と同じものを用い、粘性抵抗係数の値には、式 (5.50), (5.51) を用いる。

図 5.17 に、菌体の速度ベクトル U_0 および角速度ベクトル Ω_0 の時間変化を示す。菌体の速度の X_3 成分は、べん毛の回転にともなって細かく変動しているが、ほぼ一定値となっている。 X_1, X_2

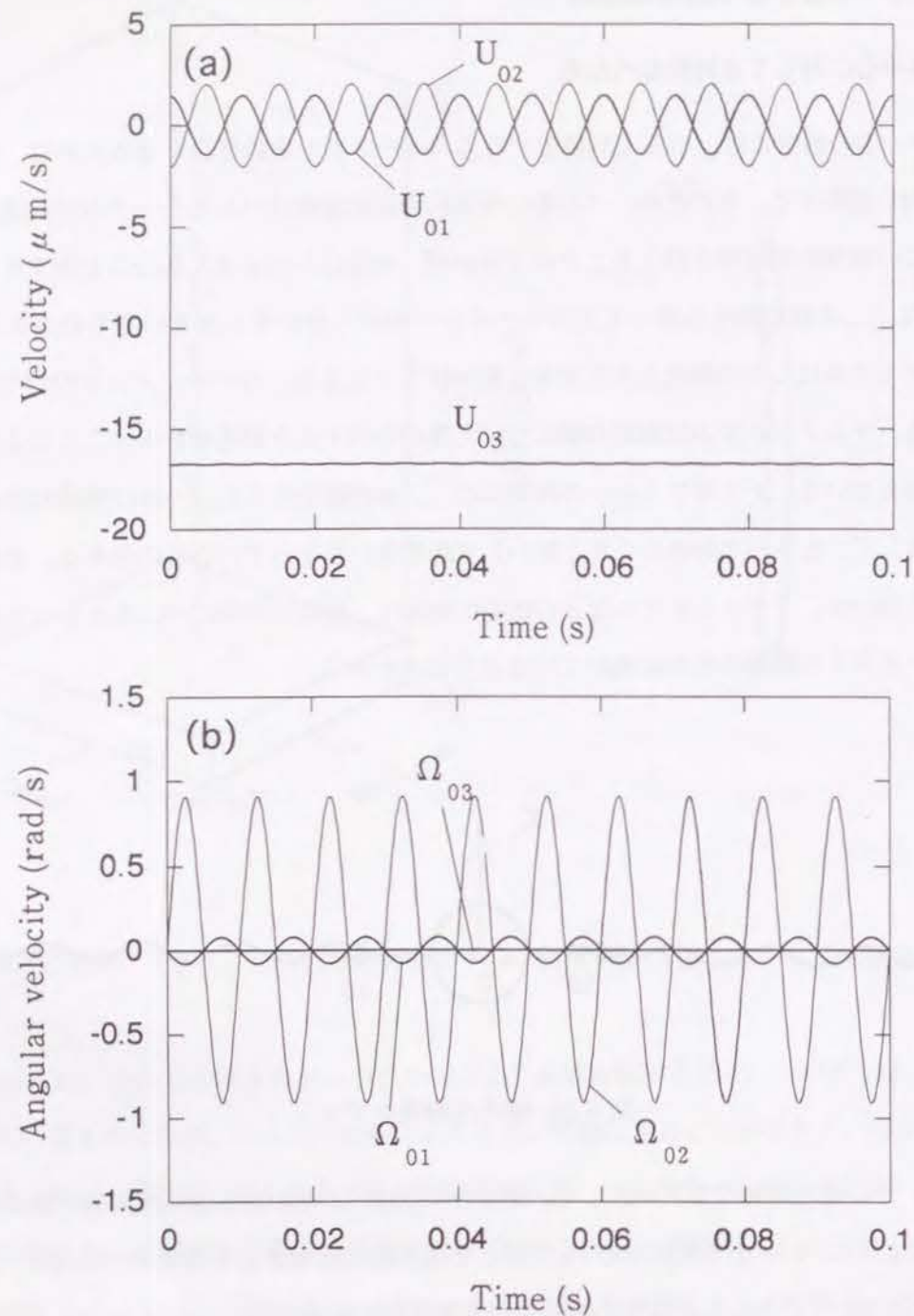


図 5.17: 細菌の速度ベクトルおよびべん毛の角速度の時間変化

成分は、位相が 180° ずれた正弦波状の変動をしている。また、菌体の角速度は、菌体の逆回転が抑えられ、 X_3 成分がほぼ 0 となっている。 X_1, X_2 成分についても、べん毛モータの回転角速度 $200\pi(\text{rad/s})$ と比べると小さい。

図 5.18 は、菌体中心 O_0 の軌跡である。 X_1, X_2 軸の尺度を X_3 軸の 50 倍にし、0.02 秒毎の位置を丸印で示してある。速度が図 5.17 のように変化するので、軌跡は平面的な正弦波状になる。

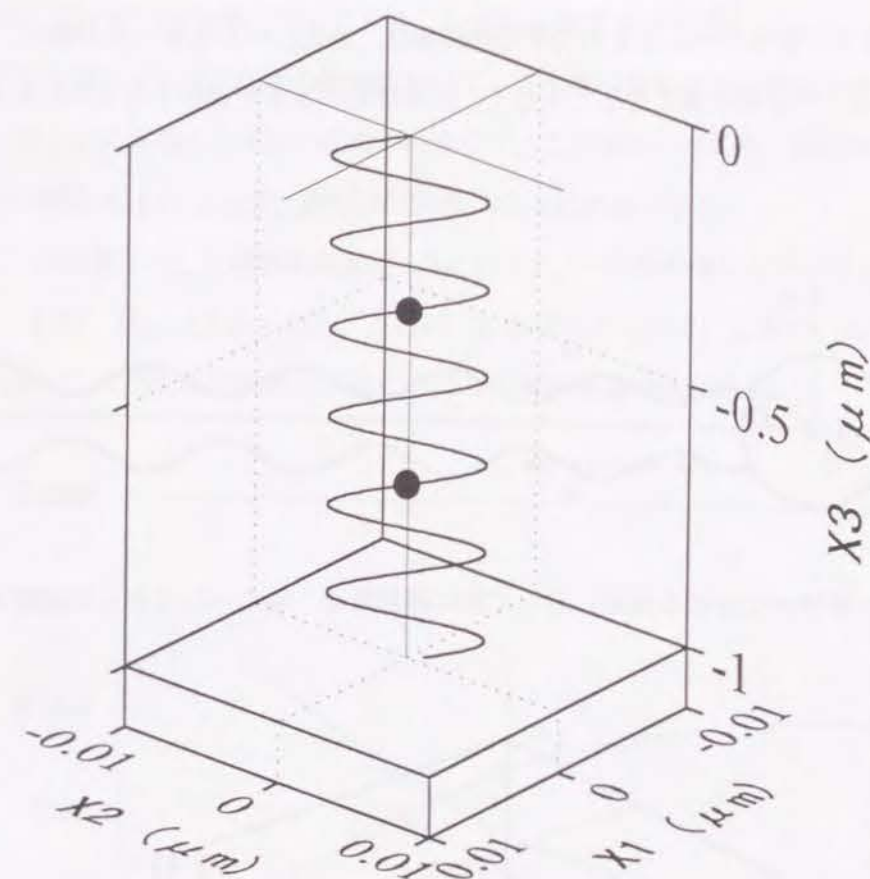


図 5.18: 極毛性細菌の菌体中心の軌跡 (●, 0.02 秒毎)

図 5.18 から求めた推進速度は、 $U_m/V = 0.0839$ であり、べん毛が一本の場合の $U_m/V = 0.0630$ と比べると 33 % 程度速くなっている。細菌の運動が一次元的であるという仮定を置くと、式 (2.77) から、細菌の速度 U とべん毛の角速度 Ω_f の間には、

$$U = \frac{L\alpha(\gamma_1 - 1)\sin\beta\cos\beta}{L(\cos^2\beta + \gamma_1\sin^2\beta) + 6\pi\gamma_2r_b}\Omega_f \quad (5.52)$$

が成立する。式 (5.52) において、単毛性細菌の場合と極毛性細菌の場合に異なるのは、べん毛の長さ L と、べん毛の角速度 Ω_f であり、値を代入して推進速度の比較をすると、極毛性細菌の方が単毛性細菌よりも 32 % 速いという結果が得られ、図 5.18 の結果とよく一致する。ただし、一次元モデルでは、べん毛の付け根の部分の考慮をせず、べん毛の螺旋半径は全長に渡って一定としているため、推進速度が大きめに計算される。式 (5.52) から求めた極毛性細菌の推進速度 U_m/V は、0.0889 となる。

5.4.2 菌体の中心軸に対して線対称なべん毛

サルモネラ菌など数本のべん毛をもつ周毛性細菌は、通常、べん毛を一本の束にして泳ぐが、突然変異種の中には、べん毛が束になることなく、ばらばらのままで運動するものもある⁽⁶⁾。

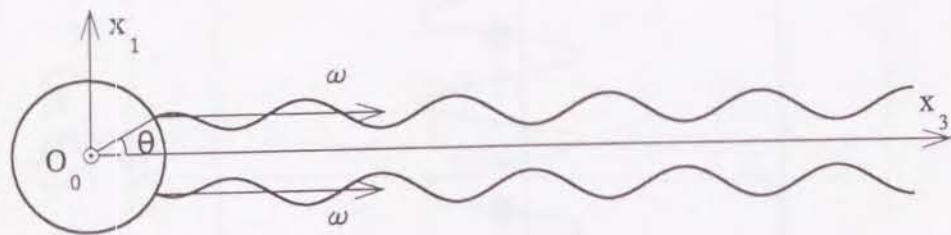


図 5.19: 菌体中心を通る直線に対して常に線対称な二本のべん毛をもつ細菌モデル

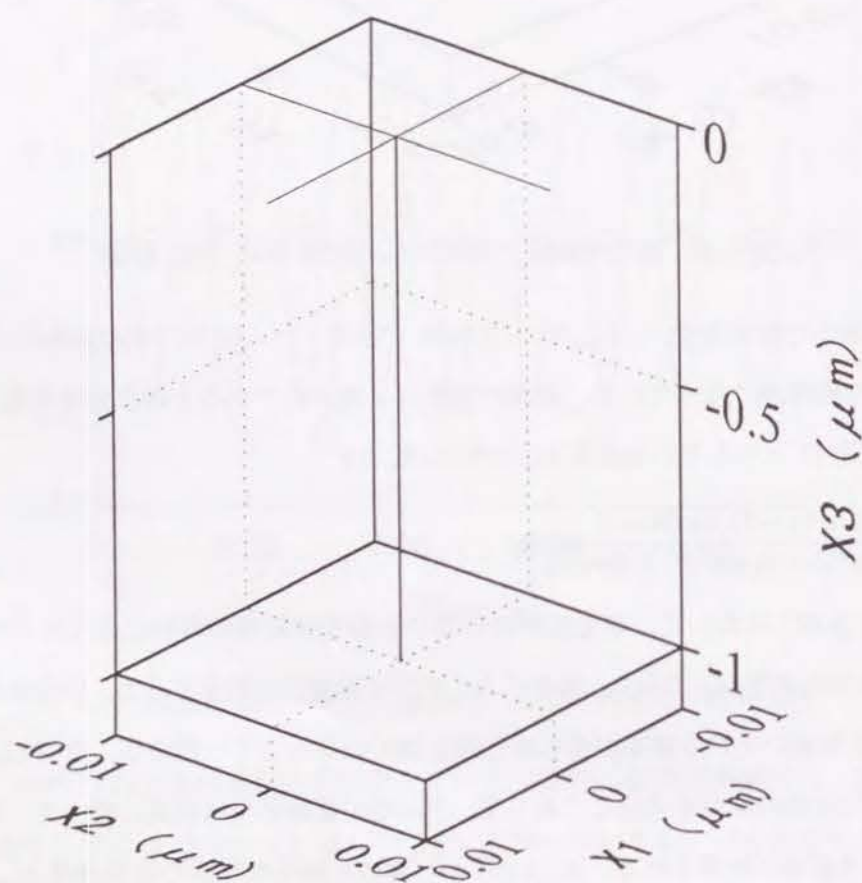


図 5.20: 常に線対称な二本のべん毛をもつ細菌の菌体中心の軌跡

ここでは、図 5.19 に示すような細菌モデルを考える。二本のべん毛モータの回転軸は、菌体の中心を通る直線に平行かつ線対称になっており、いずれも角度 θ だけ傾いている。べん毛モータの回転方向はいずれも同じであり、任意の時刻において、べん毛は菌体の中心を通る直線に対し線対称になっている。図 5.20 に菌体中心 O_0 の軌跡の例を示す。この場合、べん毛が線対称になっていることから、べん毛の傾き角 θ によらず、軌跡は対称軸に沿った直線となる。

図 5.21 に、推進速度 U_m と菌体の角速度 $|\Omega_0|$ を示す。べん毛の傾き角 θ が大きくなるにつれて、 $|\Omega_0|$ は小さくなり、 U_m は大きくなる。これは、 θ の増加につれて、二本のべん毛の距離が離れるので、細菌全体としての回転が抑制されることになるためだと考えられる。

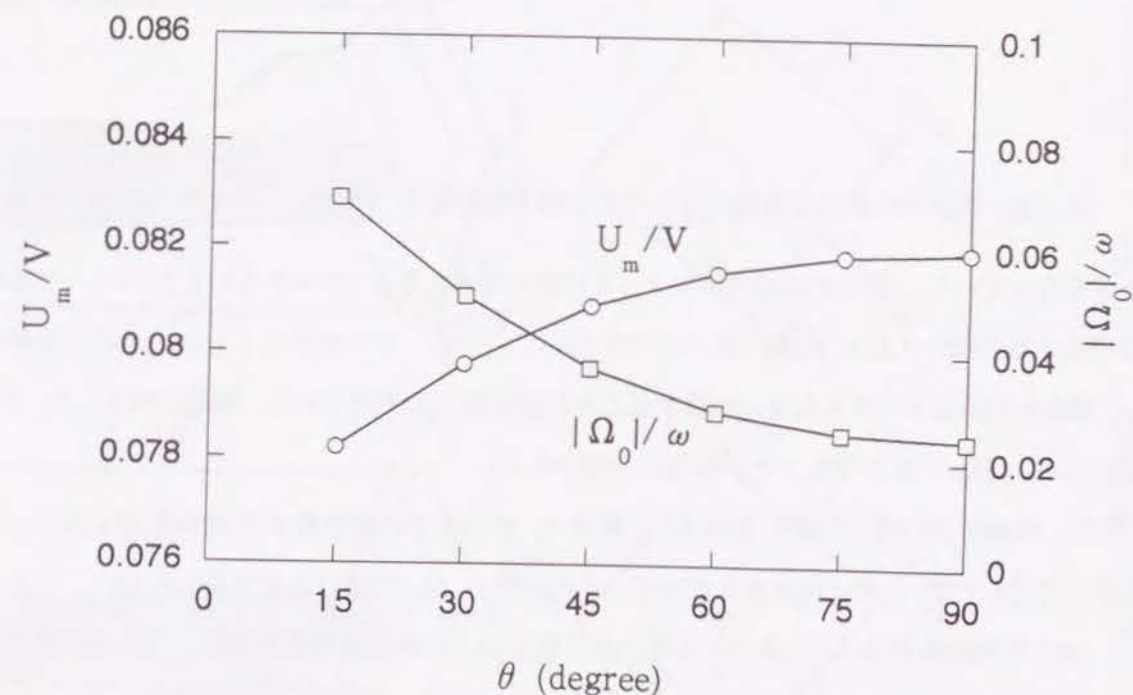


図 5.21: 推進速度および菌体の角速度

次に、図 5.22 に示すような、二つのべん毛モータの回転軸が平行でない細菌モデルを考える。二つのべん毛モータの回転軸は、いずれも菌体中心を通っており、その間の角度を 2θ とする。この回転軸は線対称となるが、べん毛は線対称ではなく、時刻 $t=0$ において二つの回転軸の作る平面内で角度 2θ だけずらした形になっている。

$\theta = 30^\circ$ の菌体中心 O_0 の軌跡を図 5.23 に示す。このような細菌形状の場合の軌跡は、断面が楕円形の螺旋形状になる。楕円の長軸は、二本のべん毛の付け根を結ぶ線分に垂直な方向をむいており、時間が経過すると、菌体の回転とともに、楕円形は軌跡の螺旋と反対方向に回転していく。

細菌の推進速度 U_m とべん毛の傾き角 θ の関係を図 5.24 に示す。 θ が大きくなるにつれて、 U_m

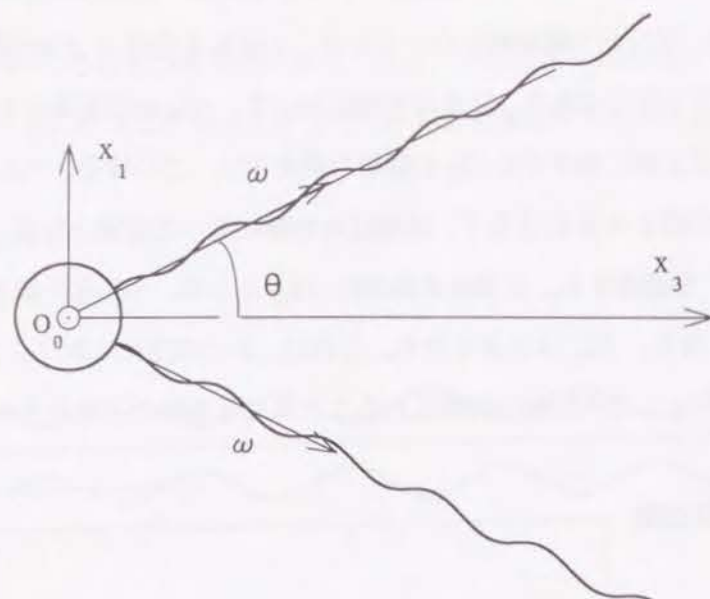


図 5.22: 菌体中心を通る直線に対して回転軸が線対称な二本のべん毛をもつ細菌モデル

は小さくなっていく。図 5.22 に示す時刻 $t=0$ において考えると、 θ の小さいときには、二本のべん毛の発生する力はいずれも x_3 軸の負の方向を向いているが、 θ の増加とともに、互いに符号の異なる x_1 軸方向の成分が大きくなり、相殺することが速度低下の原因である。極端な例として、 $\theta = 90^\circ$ の場合には、 $U_m = 0$ となることが容易に予想される。

また、軌跡断面の楕円形状の長径 h_1 と短径 h_2 とべん毛の傾き角 θ の関係を図 5.25 に示す。 θ が大きくなるにつれて、 h_2 は小さくなっていくのに対し、 h_1 の値はあまり変わらない。先述したように、楕円形の短軸方向は、二本のべん毛の付け根を結んだ線分方向であり、この方向に発生するべん毛の力は θ の増加につれて相殺するようになるので、 h_2 は小さくなっていく。一方、二本のべん毛の付け根を結んだ線分に垂直な方向の力の大きさは変わらないので、 h_1 はほぼ一定の値となる。

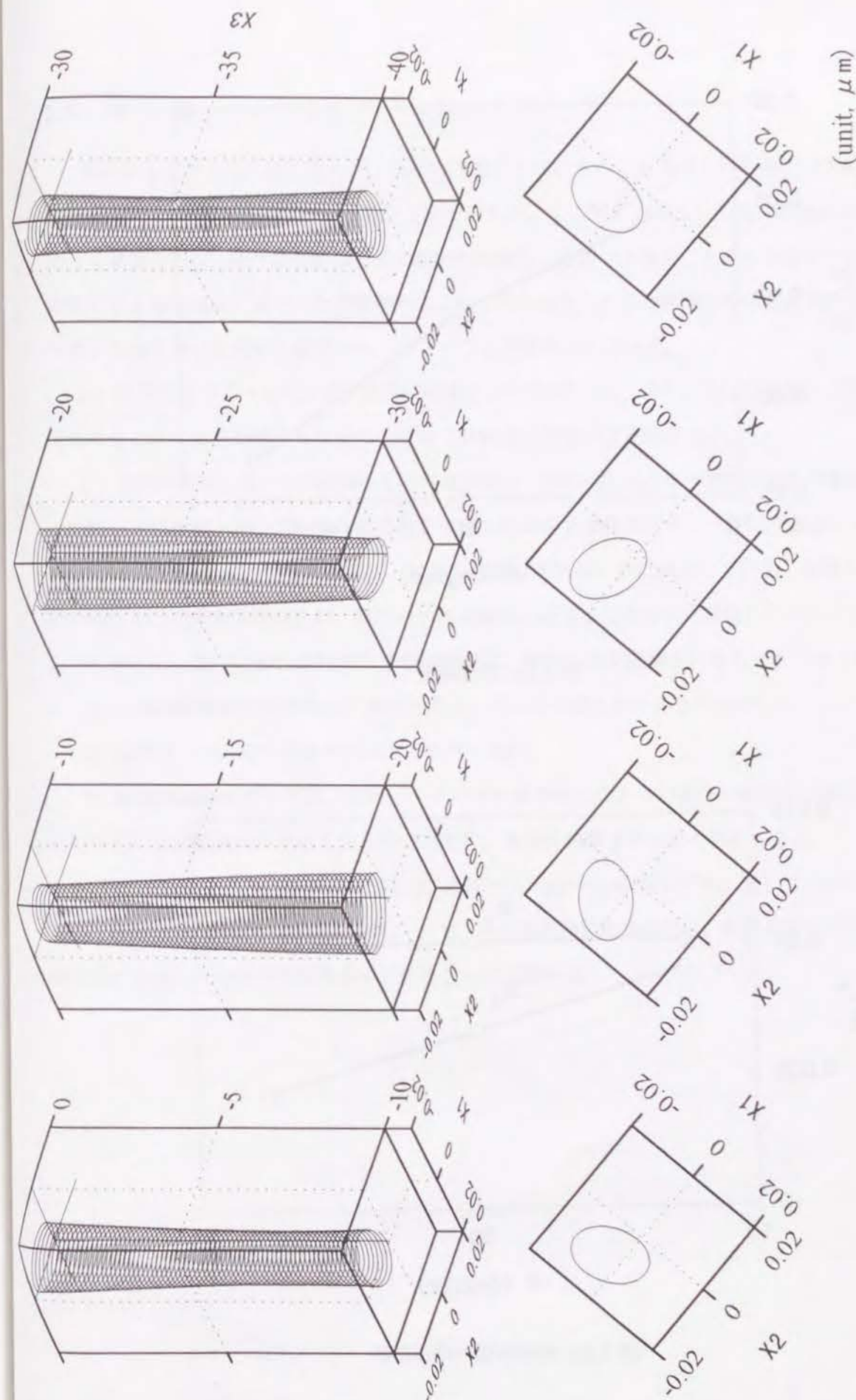


図 5.23: 回転軸が線対称な二本のべん毛をもつ細菌の菌体中心の軌跡

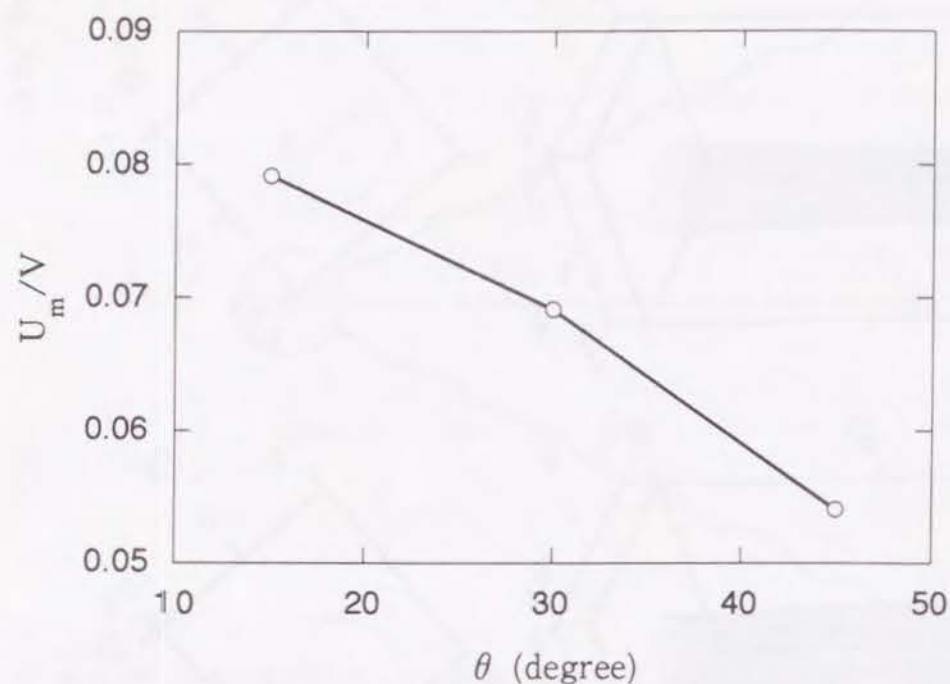


図 5.24: 推進速度

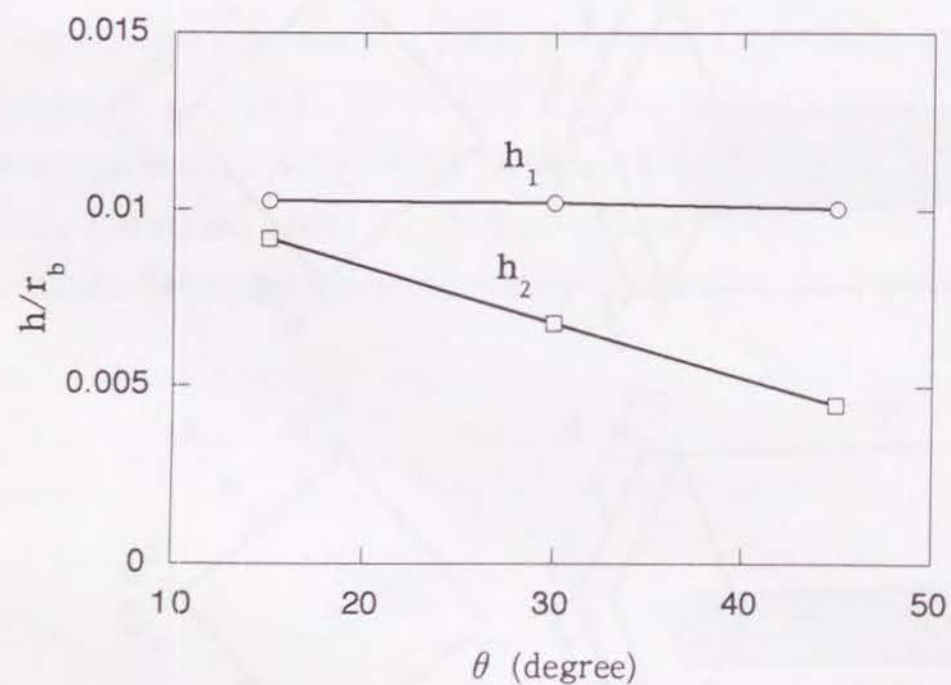


図 5.25: 軌跡断面の楕円形状

5.5 結 言

菌体およびべん毛に固定された3種類の座標系を用いることで菌体とべん毛の相対的な位置関係を考慮した、細菌の運動の新しい解析方法を示した。この解析方法は、抵抗力理論に基づくものであって簡便であり、様々な形状の細菌の軌跡の特徴などを調べる場合、とくに有効である。粘性抵抗係数に細長物体理論に基づいた数値解析によって得られたべん毛の節同士の流体力学的な相互作用を考慮した値を用いた解析の結果から、以下のことが明らかになった。

(1) 菌体に比べてべん毛が長い実際の細菌に近い形状では、菌体とべん毛の流体力学的な相互作用は小さく、べん毛の傾きや回転にともなう粘性抵抗係数の変化は小さい。

(2) 球形の菌体と傾いた回転軸をもつ任意形状の一本のべん毛をもつ細菌の運動の解析を行い、その軌跡が半径、ピッチ、回転方向の異なる二つの螺旋を重ね合わせたような二重螺旋の形になる。

(3) 小さい螺旋はべん毛の回転に、大きい螺旋は菌体の回転に対応している。菌体がべん毛モータの軸に対して対称な場合には、軌跡の半径が非常に小さく、直線状に運動しているように観察されるのに対して、菌体の非対称性の大きな細菌では、螺旋軌跡が観察されるものと予想される。

(4) 二重螺旋軌跡の軸方向への推進速度は、べん毛の傾き角にあまり依存しない。

(5) 効率、は、べん毛の傾き角にあまり依存しない。

(6) 極毛性細菌モデルでは、力のモーメントの釣り合いのための菌体の逆回転が抑えられ、べん毛の実質的な回転速度が小さくならないために、単毛性細菌よりも速く移動できる。

(7) べん毛モータの回転軸が線対称な二本のべん毛をもつ細菌モデルに関して、べん毛が常に線対称な細菌では、軌跡は直線状になる。一方、べん毛が非対称細菌では、軌跡が断面形状が楕円形の螺旋状になる。この楕円形は菌体の回転とともに回転する。

第5章の参考文献

- (1) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B178 (1971), 327.
- (2) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *Biophys. J.*, 16 (1976), 151.
- (3) Higdon, J. J. L., *J. Fluid Mech.*, 94 2 (1979), 331.
- (4) Phan-Thien, N., Tran-Cong, T. and Ramia, M., *J. Fluid Mech.*, 184 (1987), 533.
- (5) Ramia, M., Tullock, D. L. and Phan-Thien, N., *Biophys. J.*, 65 (1993), 755.
- (6) Macnab, R. M. and Ornston, M. K., *J. Mol. Biol.*, 112 (1977), 1.
- (7) Lighthill, J., *SIAM Review*, 18 2 (1976), 161.

6 非球形の菌体をもつ細菌の運動

6.1 緒 言

第5章までは、菌体の形が球形であるとして、議論を進めてきた。しかし、自然界の細菌の菌体の多くは完全な球形ではなく、楕円体に変形したような俵状の形をしている^{(1)~(3)}。菌体が球形でない場合には、菌体に働く力として、Stokesの抵抗則、式(2.23),(2.24)を用いることはできず、別途、求める必要がある。この目的に適した方法に境界要素法があり、第3章で示したように、一様流中やせん断流中の物体に働く力を精度よく求めることができる。

本章では、菌体が球形でないことの影響について検討するため、菌体が球形でない場合の代表的な例として、菌体が偏長回転楕円体の場合と菌体が扁平回転楕円体の場合の細菌の運動を調べる。

6.2 解析方法

ストークス方程式の線形性により、静止流体中で単一物体が速度ベクトル U で動き、同時に角速度ベクトル Ω で運動しているとき、これに働く力 F と力のモーメント M は、3行3列の抵抗係数行列 D^1, D^2, D^3 を用いて、一般に次の形に表すことができる^{(4),(5)}。

$$F = - (D^1 U + D^2 \Omega) \quad (6.1)$$

$$M = - (D^{2T} U + D^3 \Omega) \quad (6.2)$$

ただし、上添字 T は転置行列を示す。これらを用い、第5章と同じように、菌体中心の点 O_0 について、力と力のモーメントの釣り合いを考えると、式(5.30),(5.31)は、それぞれ

$$\{T^{-1}AT - D^1\}U_0^\eta + \{T^{-1}(BT - ATR) - D^2\}\Omega_0^\eta = -\{T^{-1}B\}\omega^\xi \quad (6.3)$$

$$\begin{aligned} \{(T^{-1}C + RT^{-1}A)T - D^{2T}\}U_0^\eta + \{T^{-1}(DT - CTR) + RT^{-1}(BT - ATR) - D^3\}\Omega_0^\eta \\ = -\{T^{-1}D + RT^{-1}B\}\omega^\xi \end{aligned} \quad (6.4)$$

となる。これらの式において、べん毛モータの角速度ベクトル ω^ξ を与えることで、細菌の速度ベクトル U_0^η および角速度ベクトル Ω_0^η を得ることができる。すなわち、抵抗係数行列 D^1, D^2, D^3 を別に求めておくことで、細菌の運動が計算できる。

以下の解析において、べん毛については、第4章で用いたものと同じく、表2.1に示した寸法のべん毛を用い、粘性抵抗係数としては、式(5.50),(5.51)の値をそのまま用いる。

6.3 偏長回転楕円体の菌体の場合

6.3.1 抵抗係数行列

菌体が図 6.1 に示すような偏長回転楕円体の場合には、行列 D^2 の要素はすべて 0 となり、 D^1, D^3 の非対角要素も 0 となる。 D^1, D^3 の対角要素は、Chwang と Wu⁽⁶⁾ によって以下のように与えられている。

$$D_{11}^1 = 32\pi\mu r_{b3}e^3 \left\{ 2e + (3e^2 - 1) \log \left(\frac{1+e}{1-e} \right) \right\}^{-1} \quad (6.5)$$

$$D_{22}^1 = D_{11}^1 \quad (6.6)$$

$$D_{33}^1 = 16\pi\mu r_{b3}e^3 \left\{ -2e + (1+e^2) \log \left(\frac{1+e}{1-e} \right) \right\}^{-1} \quad (6.7)$$

$$D_{11}^3 = \frac{32}{3}\pi\mu r_{b3}r_{b1}^2e^3 \frac{2-e^2}{1-e^2} \left\{ -2e + (1+e^2) \log \left(\frac{1+e}{1-e} \right) \right\}^{-1} \quad (6.8)$$

$$D_{22}^3 = D_{11}^3 \quad (6.9)$$

$$D_{33}^3 = \frac{32}{3}\pi\mu r_{b3}r_{b1}^2e^3 \left\{ 2e - (1-e^2) \log \left(\frac{1+e}{1-e} \right) \right\}^{-1} \quad (6.10)$$

ただし、

$$e = \sqrt{1 - \left(\frac{r_{b1}}{r_{b3}} \right)^2} \quad (6.11)$$

である。

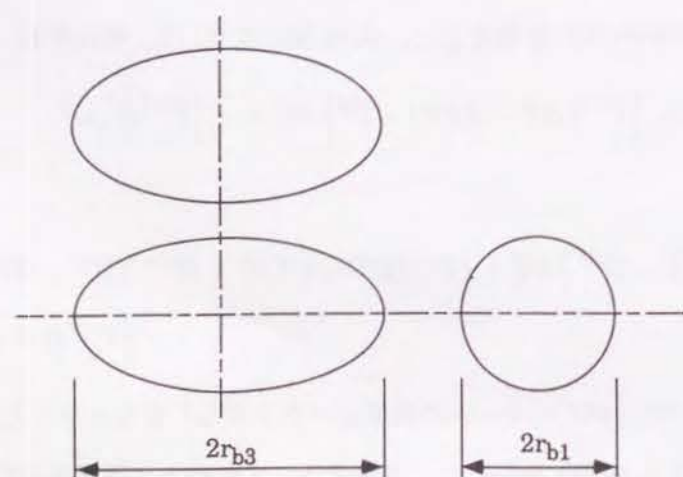


図 6.1: 偏長回転楕円体

6.3.2 細菌の運動

主軸の比 r_{b3}/r_{b1} の異なる偏長回転楕円体の形状をした菌体の場合の解析を行った。ただし、菌体の体積は一定としており、球形にしたときの等価半径は、 $1\mu\text{m}$ である。図 6.2 は、 $r_{b3}/r_{b1} = 2$ のときの細菌モデルの模式図である。

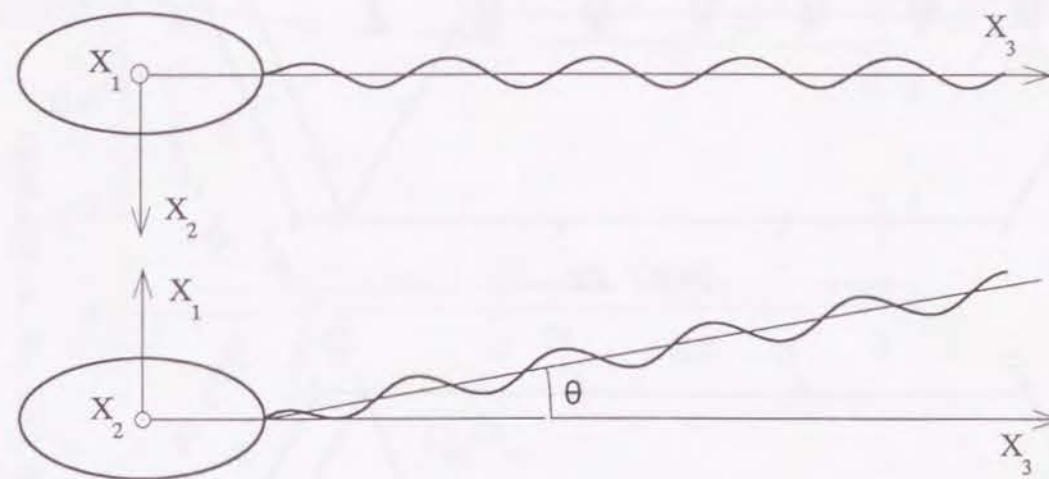


図 6.2: 偏長回転楕円体の菌体をもつ細菌の模式図

図 6.3 に、べん毛の傾き角 $\theta = 10^\circ$ のとき、 $r_{b3}/r_{b1} = 1$ 、すなわち球形の菌体と $r_{b3}/r_{b1} = 2$ および $r_{b3}/r_{b1} = 3$ の菌体の場合の、菌体中心 O_0 の軌跡を示す。時刻 $t = 0$ において、点 O_0 は、 $(0, 0, 0)$ にあり、0.25 秒毎の点 O_0 の位置が丸印で示してある。また、二重螺旋の軌跡の形状が見やすいように、 X_3 軸を二重螺旋の軸方向にとり、 X_1, X_2 軸は X_3 軸に比べて 27.7 倍に拡大してある。 $r_{b3}/r_{b1} = 1, 2, 3$ のいずれの場合にも、細菌の軌跡は二重螺旋の形になるが、その寸法は異なる。

図 6.4 に、二重螺旋の半径 ρ およびピッチ Υ と菌体の偏長比 r_{b3}/r_{b1} の関係について示す。 ρ については、 r_{b3}/r_{b1} の値が変わってもあまり変化しない。一方、 Υ は、 r_{b3}/r_{b1} が増すにつれて漸減する。

X_3 軸方向への細菌の速度 $|U_{03}|$ の時間平均値である推進速度 U_m および X_3 軸まわりのべん毛の角速度の時間平均値 $\overline{\Omega_{f3}}$ と菌体の偏長比 r_{b3}/r_{b1} の関係を図 6.5 に示す。 U_m の変化は小さいが、 $r_{b3}/r_{b1} = 1.5 \sim 2.0$ のとき極大となる様子がわかる。 $\overline{\Omega_{f3}}$ の変化もあまり大きくないが、 r_{b3}/r_{b1} とともに漸減している。また、べん毛の傾き角 θ が 10° の場合と 0° の場合の差はほとんどない。

図 6.6 にべん毛モータの時間平均仕事率 \bar{P} および効率 η と偏長比 r_{b3}/r_{b1} の関係を示す。 \bar{P}, η の変化の様子は、それぞれ、 $\overline{\Omega_{f3}}, U_m$ の変化の様子によく似ている。

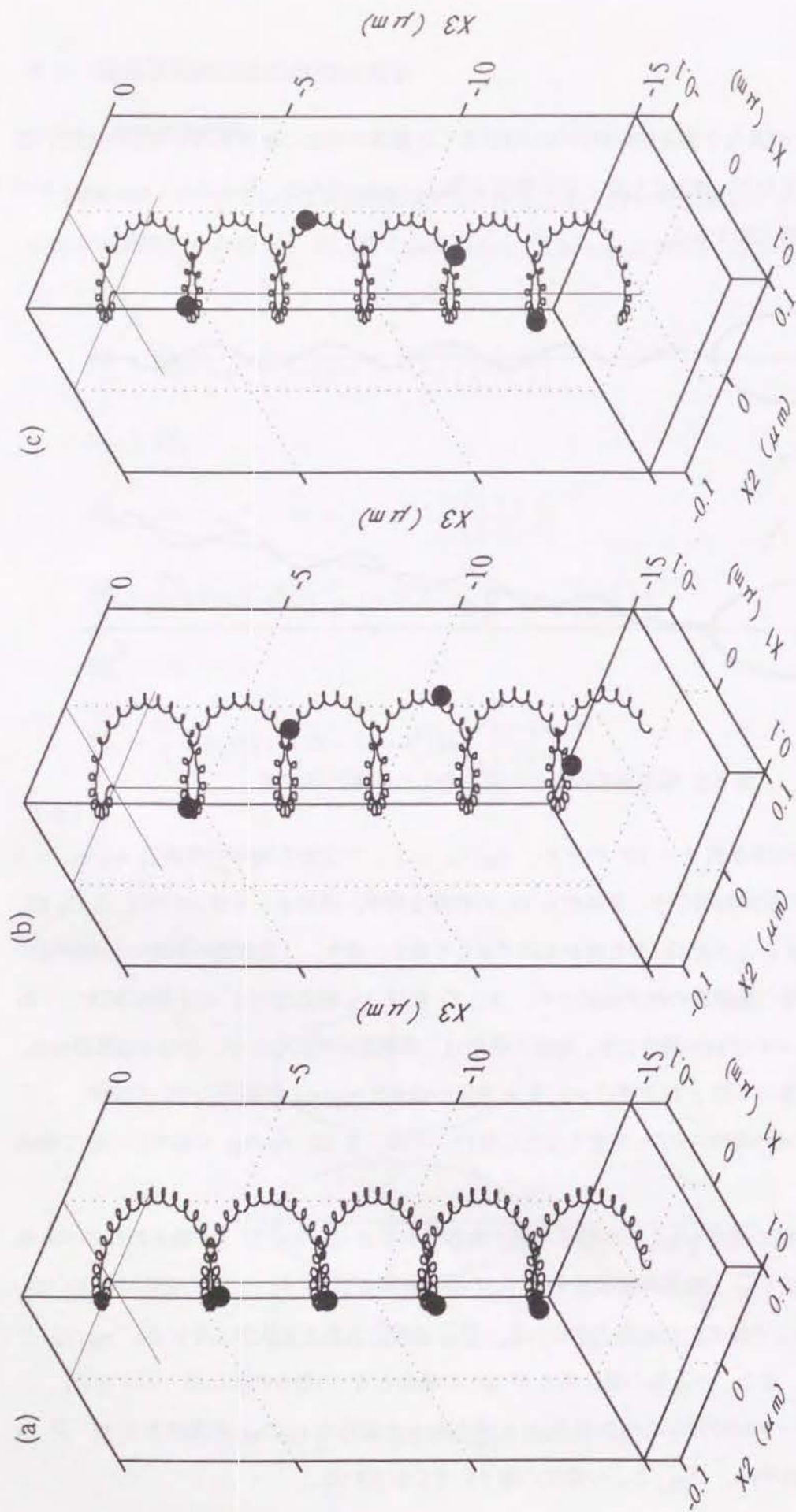


図 6.3: 偏長回転楕円体形状の菌体中心の軌跡 ($\theta = 10^\circ$; \bullet , 0.25 秒毎)

(a) $r_{b3}/r_{b1} = 1$, (b) $r_{b3}/r_{b1} = 2$, (c) $r_{b3}/r_{b1} = 3$

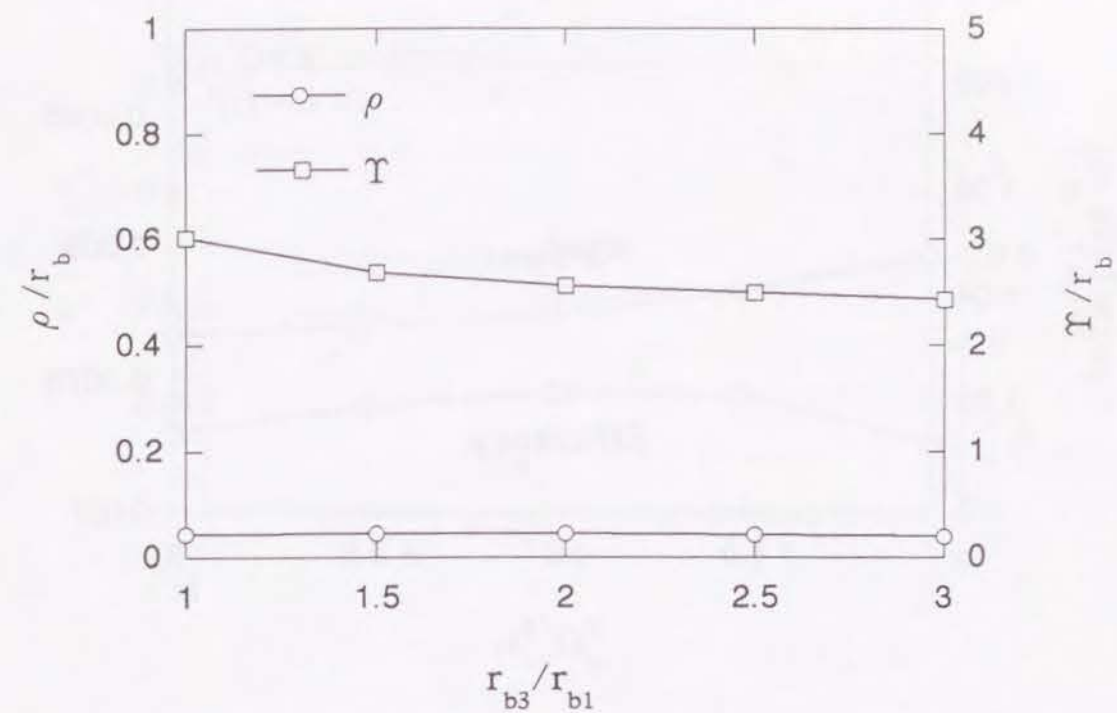


図 6.4: 二重螺旋軌跡の半径とピッチ

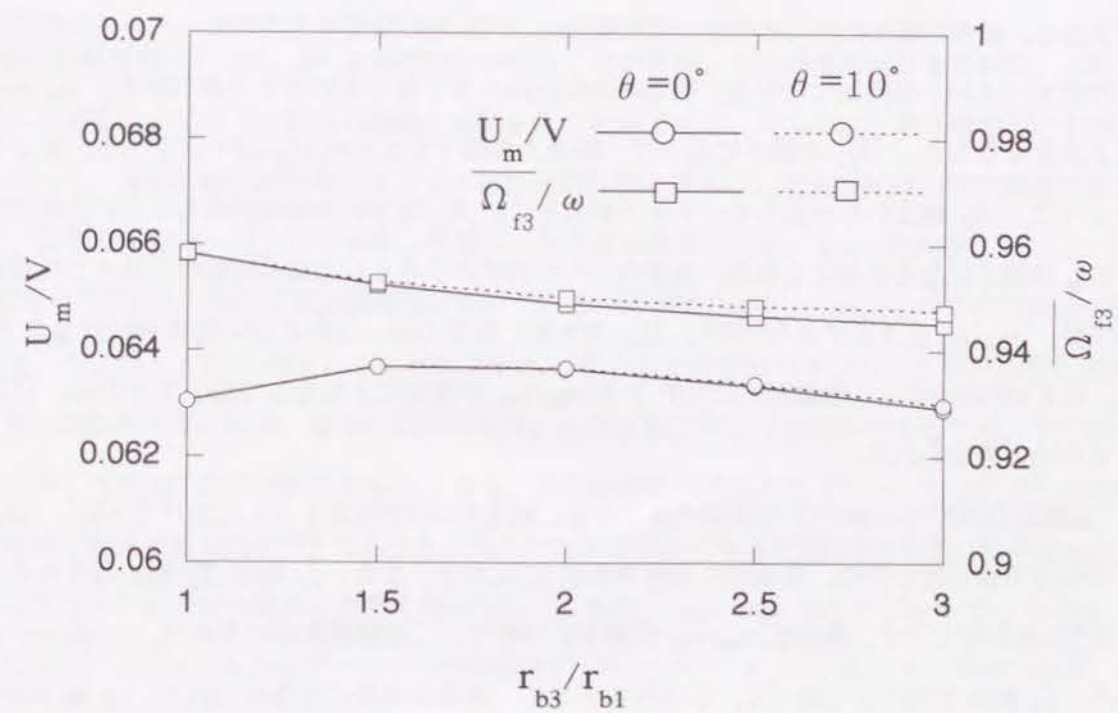


図 6.5: 細菌の推進速度とべん毛の角速度

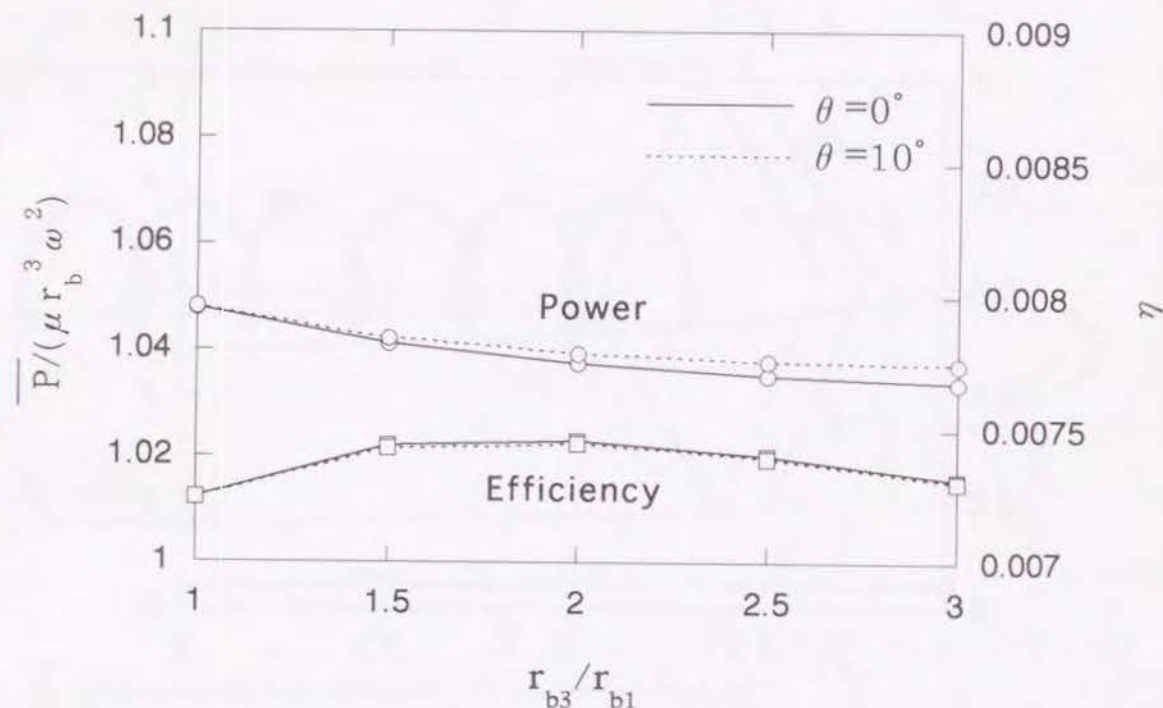


図 6.6: ペン毛モータの仕事率と効率

$r_{b3}/r_{b1} = 1.5 \sim 2.0$ において、推進力を生み出すペン毛の回転角速度 $\overline{\Omega_{f3}}$ が $r_{b3}/r_{b1} = 1$ の場合に比べて小さくても、推進速度 U_m あるいは、 η が大きくなる。球形の菌体の場合の解析結果から類推すると、菌体の偏長比がこの程度の値の場合に、ペン毛の発生する力のモーメントと釣り合うだけの力のモーメントを発生しながら、並進時の抵抗は小さくなっていることがわかる。 r_{b3}/r_{b1} がこれ以上大きくなると、 $\overline{\Omega_{f3}}$ の減少によって、推進力が低下するため U_m は小さくなる。第2章で調べたように、 X_3 軸まわりの力のモーメントが大きく、 X_3 軸方向の抵抗が最も小さい菌体形状のとき、 U_m は最大になると考えられる。長手方向への抵抗が小さくなる偏長回転楕円体または最小抵抗物体では、 $r_{b3}/r_{b1} \simeq 2.0$ であり^{(7),(8)}、 U_m が大きくなるのは、これに近い菌体形状の場合である。また、図 6.4 において、二重螺旋のピッチ Υ が r_{b3}/r_{b1} の増加にともなって減少するのは、 $\overline{\Omega_{f3}}$ が減少するためと考えられる。

二重螺旋軌跡の中心軸の方向単位ベクトルを、図 6.2 に示す時刻 $t = 0$ における $O_0 - x_1 x_2 x_3$ 座標系の成分で表したときの、各成分の大きさを図 6.7 に示す。また、 x_3 軸と X_3 軸のなす角の大きさも図 6.7 にあわせて示す。偏長比 r_{b3}/r_{b1} が増すにつれて、二重螺旋軌跡の方向は、 x_1 成分が 0 に近くなり、 x_3 軸の方向に少し近づく。この理由として、菌体が細長くなるにつれて、 x_3 軸方向への抵抗が小さくなることが考えられるが、次節で触れるように、 x_3 軸のまわりのモーメントが小さくなることも関与しているようである。

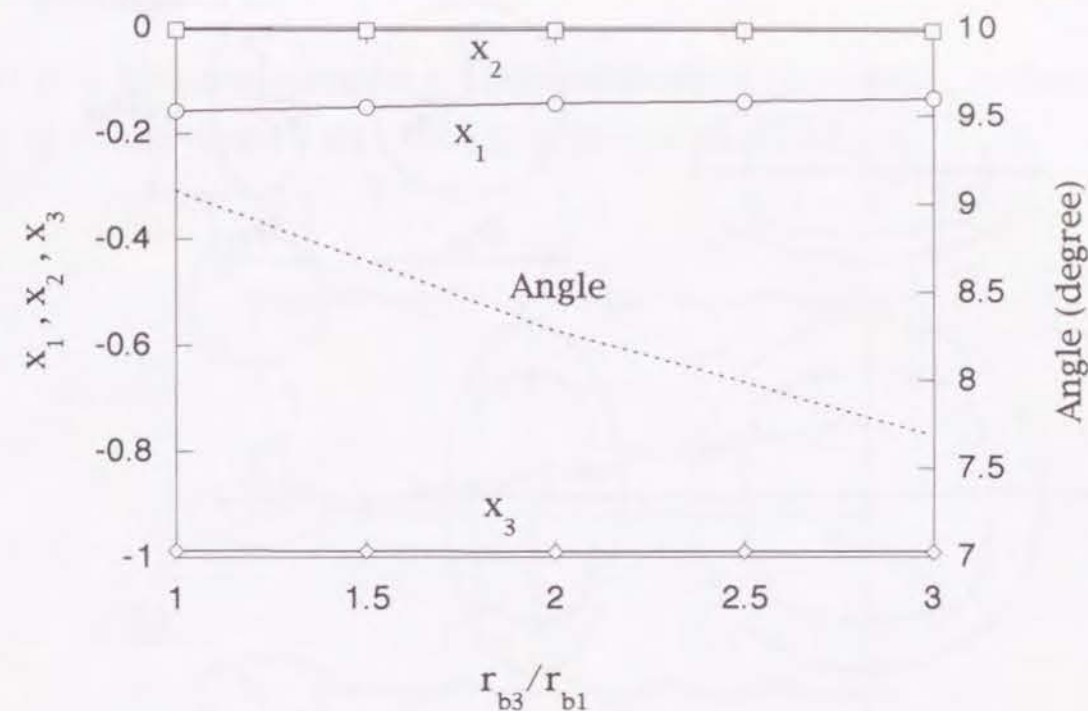


図 6.7: 二重螺旋軌跡の軸方向単位ベクトル

6.4 扁平回転楕円体の菌体の場合

6.4.1 抵抗係数行列

抵抗係数行列 D^1, D^2, D^3 を解析的に求めることが困難、または不可能なときには、これらを数値的に求めることにより、細菌の運動を解析することができる。ここでは、第3章で用いた境界要素法を使って、菌体を扁平回転楕円体として抵抗係数行列を求める。偏長回転楕円体の菌体の場合と同様に、菌体の体積は一定としており、球形にしたときの等価半径は、 $1\mu m$ である。

図 6.8 に扁平楕円体の要素分割の様子を示す。この扁平楕円体を x_1, x_2, x_3 の3軸方向に並進させたとき、および、この3軸まわりに回転させたときの力と力のモーメントから抵抗係数行列を求める。偏長回転楕円体と同様、扁平回転楕円体は、この3軸に対して軸対称であるため、 D^2 の要素はすべて0、 D^1, D^3 の非対角要素も0となる。境界要素法で得られた D^2 および D^1, D^3 の非対角要素の値は、最大でも $O(10^{-14})$ であった。残りの対角要素の大きさを図 6.9 に示す。扁平比 r_{b1}/r_{b3} が小さくなると、どの対角要素も大きくなっていく。また、 $r_{b2} = r_{b3}$ なので $D_{22} = D_{33}$ となる。力の係数行列 D^1 についても力のモーメントの係数行列 D^3 についても、 x_1 軸方向の要素の方が、 x_2, x_3 軸方向への要素よりも大きくなっている。

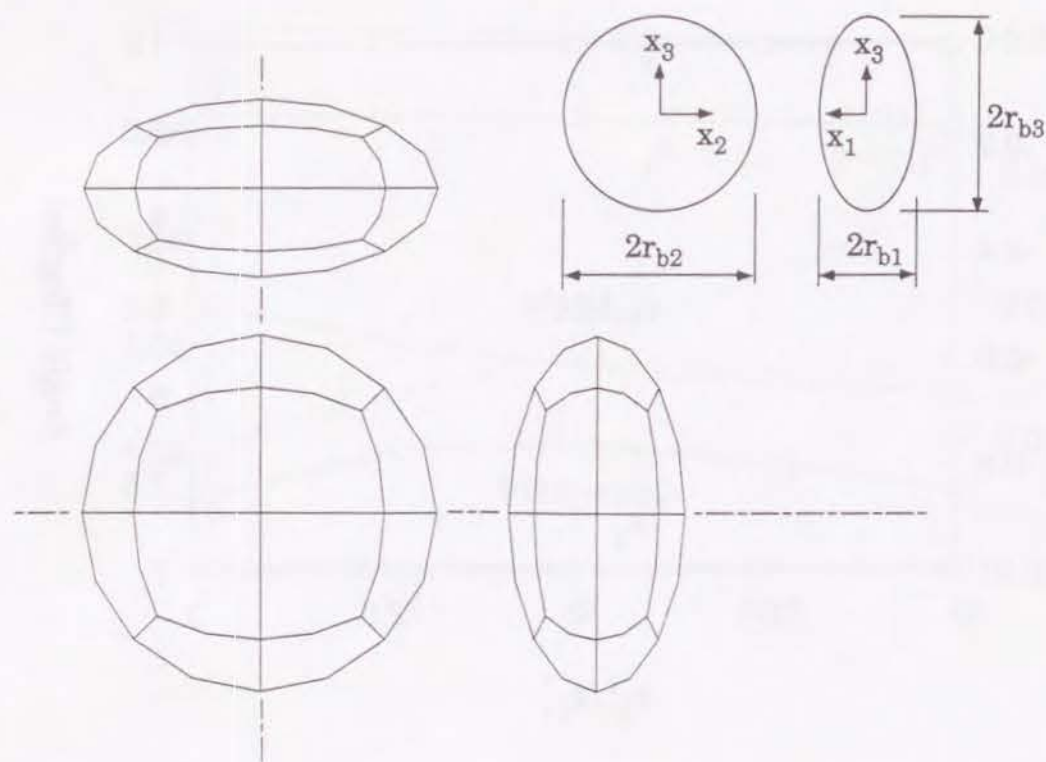


図 6.8: 扁平回転楕円体と境界要素法のための要素分割

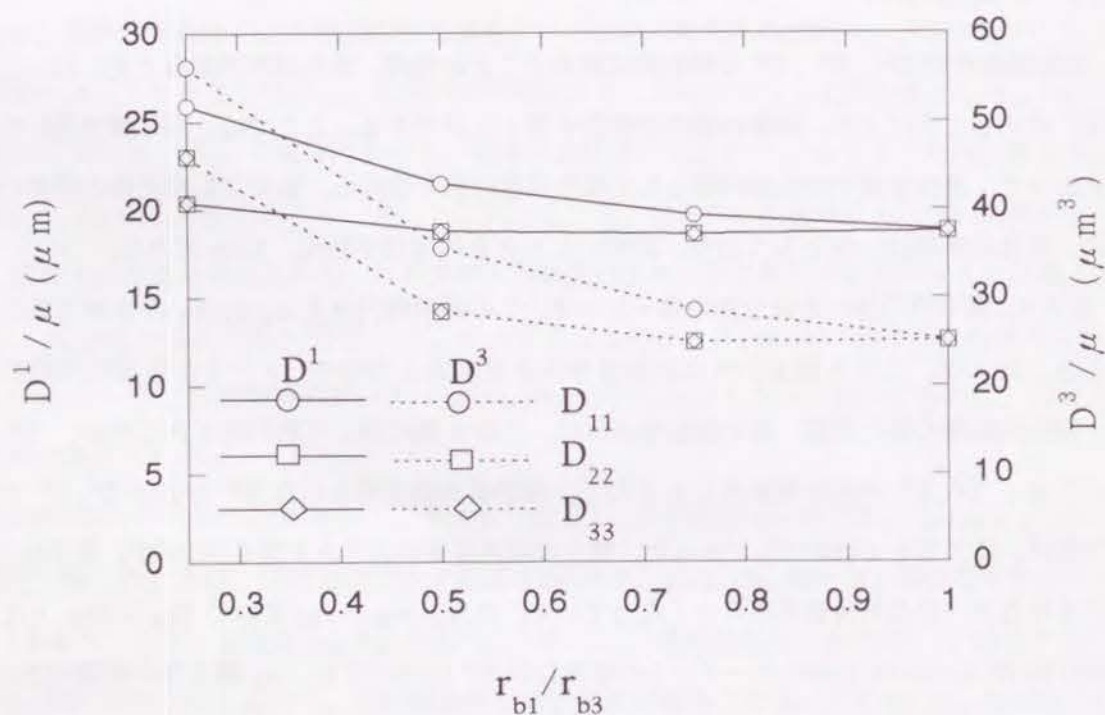


図 6.9: 抵抗係数行列

6.4.2 細菌の運動

図 6.10 は、扁平回転楕円体の菌体をもつ二種類の細菌の模式図である。菌体が、 x_1 方向に扁平な場合と x_2 方向に扁平な場合を考え、ぺん毛は 10° 傾いているものとしている。

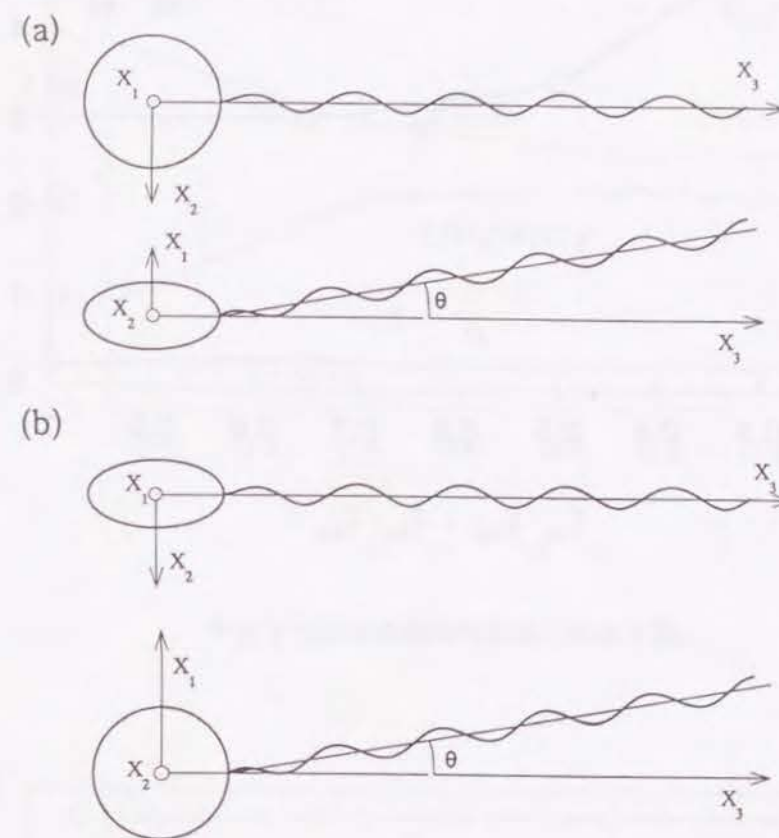


図 6.10: 扁平回転楕円体の菌体をもつ細菌の模式図 (a) $r_{b1}/r_{b3} = 0.5$, (b) $r_{b2}/r_{b3} = 0.5$

菌体が扁平な場合にも、菌体が球形の場合と同様に、軌跡は二重螺旋の形になる。図 6.11 は、二重螺旋軌跡の半径 ρ およびピッチ Υ と菌体の扁平比 r_{b1}/r_{b3} または r_{b2}/r_{b3} の関係を示したものである。菌体が x_1 方向に扁平な場合の軌跡と x_2 方向に扁平な場合の軌跡はほとんど同じであり、いずれの場合も、二重螺旋の半径 ρ はほぼ一定で、ピッチ Υ は、菌体が扁平になるにしたがって大きくなっている。

図 6.12 に X_3 方向への細菌の推進速度 U_m および X_3 軸まわりのぺん毛の角速度の時間平均値 $\overline{\Omega_{f3}}$ と菌体の扁平比 $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3}$ の関係を示す。 U_m の変化は小さいが、 $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3} = 0.5 \sim 0.7$ のとき極大となる様子がわかる。 $\overline{\Omega_{f3}}$ の変化もあまり大きくないが、 $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3}$ が小さくなるとともに漸増している。

図 6.13 にぺん毛モータの時間平均仕事率 \bar{P} と効率 η と偏長比 r_{b3}/r_{b1} の関係を示す。偏長楕円体の菌体の場合と同様に、 \bar{P}, η の変化の様子は、それぞれ、 $\overline{\Omega_{f3}}, U_m$ の変化の様子によく似ている。

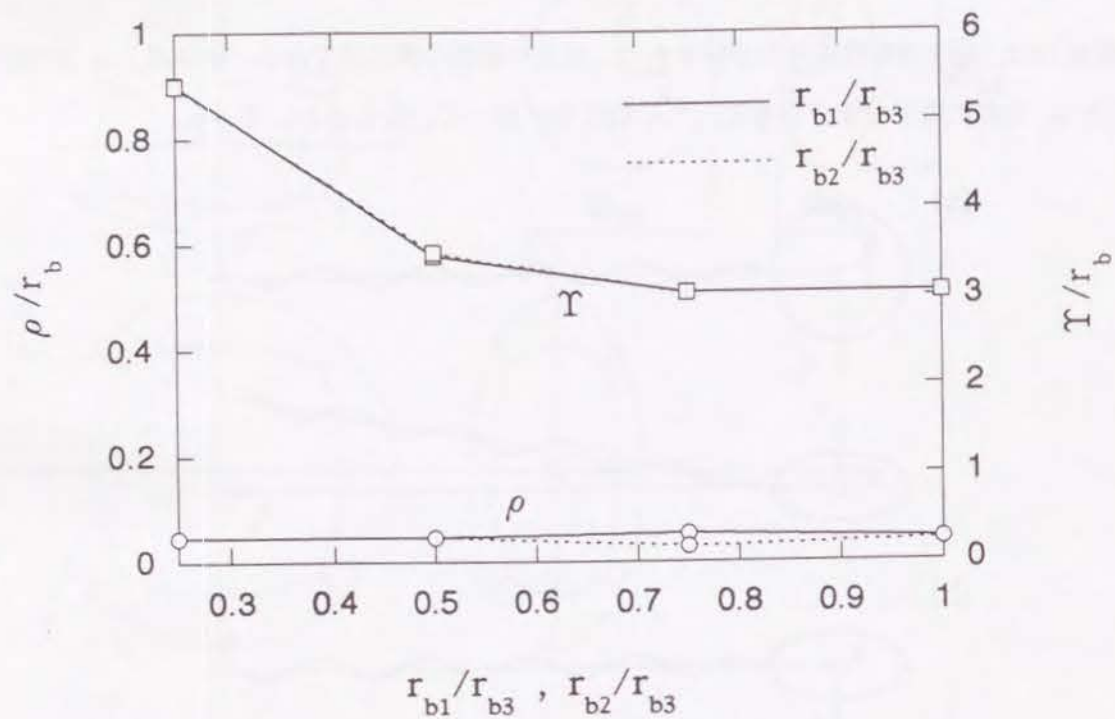


図 6.11: 二重螺旋軌跡の半径とピッチ

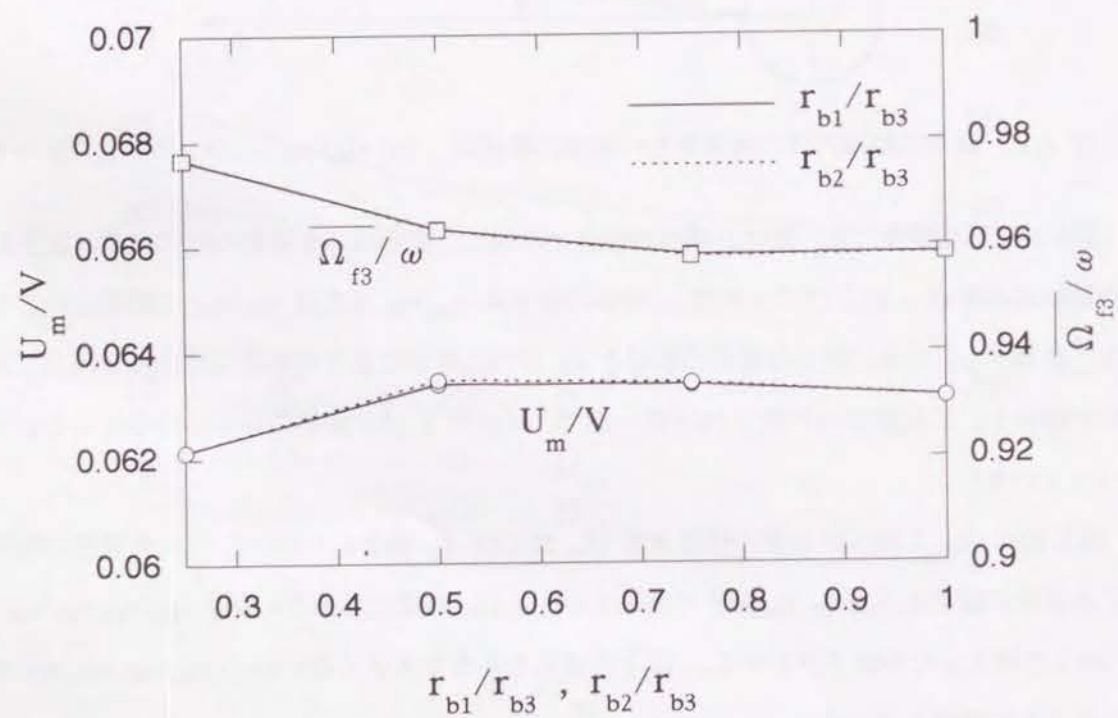


図 6.12: 細菌の推進速度とべん毛の角速度

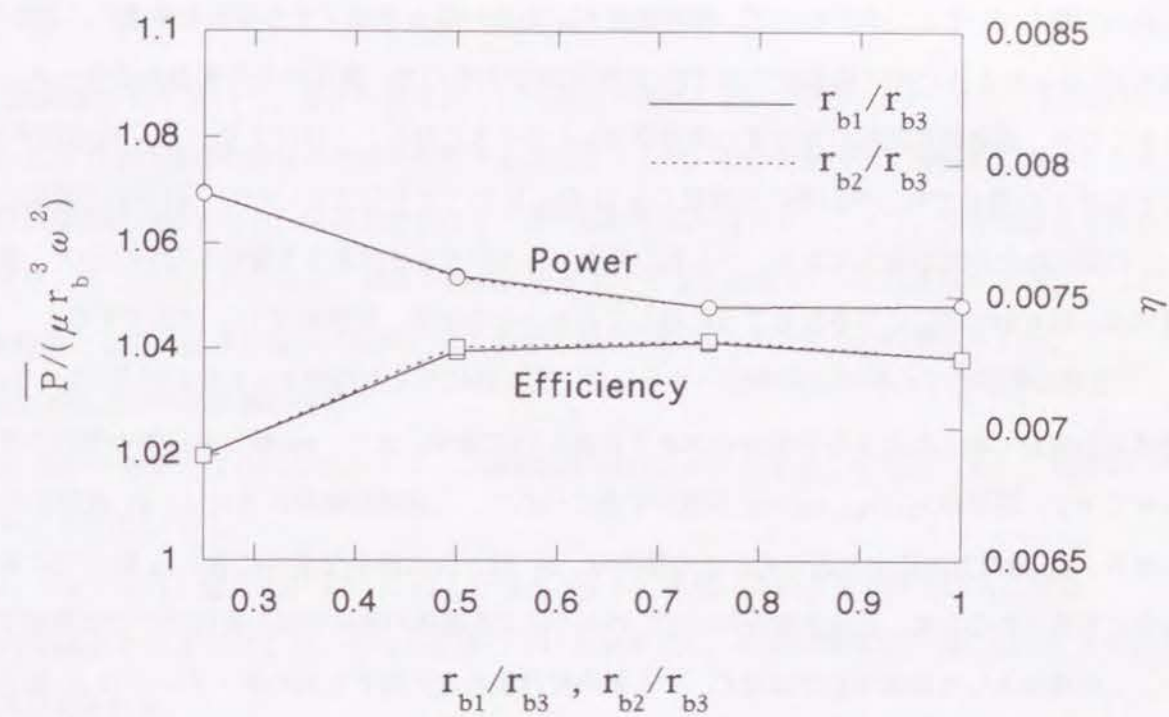


図 6.13: べん毛モータの仕事率と効率

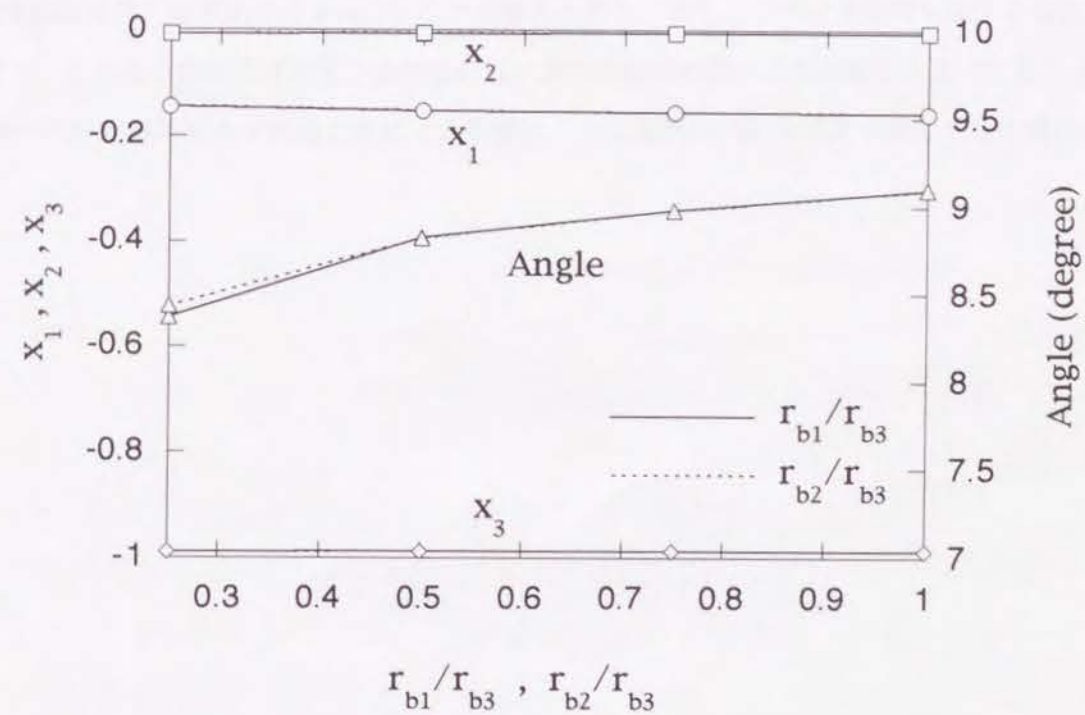


図 6.14: 二重螺旋軌跡の軸方向単位ベクトル

扁平比 $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3} = 0.25 \sim 0.5$ のとき、べん毛の角速度 $\overline{\Omega_{f3}}$ が $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3} = 1$ のときに比べて増しているにもかかわらず、推進速度 U_m あるいは η が低下する理由を考える。このとき、図 6.9 に示したように抵抗係数行列の D_{33}^3 の値は増加するので、菌体の発生する力のモーメントは大きくなり、菌体の逆回転の角速度の絶対値 $|\Omega_{03}|$ は小さくなる。これにより、 $\overline{\Omega_{f3}}$ は増加するが、扁平比が 1 の場合でも、べん毛の角速度 Ω_{f3} は Ω_{03} に比べて十分大きいので、扁平比の変化による Ω_{f3} の変化はたかだか数%であり、べん毛の発生する力の大きさはあまり変化しない。一方、菌体の抵抗は、図 6.9 の D_{33}^1 に示されるように増しており、その結果、推進速度 U_m は低下する。

二重螺旋軌跡の中心軸の方向単位ベクトルを、図 6.10 に示した時刻 $t = 0$ における $O_0 - x_1 x_2 x_3$ 座標系の成分で表したときの各成分の大きさを図 6.14 に示す。また、 x_3 軸と中心軸の間の角度もあわせて示す。扁平比 $r_{b1}/r_{b3}, r_{b2}/r_{b3}$ が減少するにつれて、二重螺旋軌跡の方向は、 x_1 成分が 0 に近くなり、 x_3 軸の方向に少し近づく。この傾向は、 x_1 軸方向に扁平な場合にも、 x_2 軸方向に扁平な場合にも見られるため、抵抗係数行列の D^1 の大小による菌体の抵抗の値の変化だけでは説明できない。この理由として菌体中心ではなく、べん毛の付け根の点に関する力のモーメントの x_3 軸方向の係数が他の方向の係数よりも小さいことがあげられる。

6.5 結 言

抵抗係数行列を用いて、菌体の速度および角速度と菌体に働く力と力のモーメントを関係付け、菌体が球形でない場合の細菌の運動を解析する方法を示した。抵抗係数行列を解析的に求めることが困難な菌体形状の場合でも、境界要素法などの数値解析を組み合わせることで、簡便に結果を得ることができ、ここで示した方法は、菌体が推進力を発生するような場合⁽¹⁰⁾にも適用できる。

解析例として、菌体が偏長回転楕円体の場合と扁平回転楕円体の場合の結果を示した。

菌体が偏長回転楕円体の場合

- (1) 菌体が細長くなるにしたがって、二重螺旋軌跡のピッチが小さくなる。一方、二重螺旋の半径はあまり変化しない。
- (2) 推進速度は、偏長比が 1.5~2 のとき極大となる。また、このとき効率も極大となる。
- (3) 偏長比が大きくなると、べん毛が傾いている場合でも、細菌は菌体の長軸に沿った方向に進む傾向が見られる。

菌体が扁平回転楕円体の場合

- (1) 菌体が扁平になるにしたがって、二重螺旋軌跡のピッチが小さくなる。一方、二重螺旋の半径はあまり変化しない。
- (2) 推進速度は、扁平比が 0.5~0.75 のとき極大となる。また、このとき効率も極大となる。

ただし、これらの推進速度の大きさの変化は、菌体が球形の場合の推進速度と比べて数%と小さく、菌体の形状が球形からずれることによる影響は、主に菌体の回転角速度の変化として現れる。

第6章の参考文献

- (1) Macnab, R. M. and Ornston, M. K., *J. Mol. Biol.*, **112** (1977), 1.
- (2) Macnab, R. M., *J. Clin. Microbiol.*, **43** (1976), 258.
- (3) Kudo, S., Magariyama, Y. and Aizawa, S., *Nature*, **346** 16 (1990), 677.
- (4) Gluch, M. F., Typke, D. and Baumeister, W., *J. Bacteriol.*, **177** 19 (1995), 5473.
- (5) Keller, J. B. and Rubinow, S. I., *Biophys. J.*, **16** (1976), 151.
- (6) 日本流体力学会, 流体力学ハンドブック, (1987), 丸善.
- (7) Chwang, A. T. and Wu, T. Y., *J. Fluid Mech.*, **67** 4 (1975), 787.
- (8) Bourot, J. M., *J. Fluid. Mech.*, **65** 3 (1974), 513.
- (9) Pironneau, O., *J. Fluid. Mech.*, **59** 1 (1973), 117.
- (10) Gluch, M. F., Typke, D. and Baumeister, W., *J. Bacteriol.*, **177** 19 (1995), 5473.

7 結 論

本論文は、べん毛を回転させて運動する細菌の運動の解析法を示し、種々の形状の細菌モデルについての解析結果から、細菌の形状と運動速度、軌跡などの関係について調べたものである。本研究を通じて得られた成果は各章毎にまとめたので、ここでは、その主な成果について述べるのみとする。

まず、第1章では、本研究の背景となっているべん毛や鞭毛によって運動する細菌や微生物の運動に関する研究を概説し、本研究の目的について述べた。

第2章では、従来から鞭毛による微生物の運動の解析に用いられてきた抵抗力理論を、任意の形状のべん毛の場合にも解析を行うことができるように拡張し、球形の菌体を持ち、螺旋形のべん毛を回転させて水中を運動する細菌モデルのべん毛形状と運動速度および効率の関係を調べた。べん毛の回転は、菌体を前進させるための推進力を発生するが、同時に力のモーメントも発生するので、菌体はべん毛とは逆方向に回転し、まわりの流体に対するべん毛の実質的な運動速度は低下する。細菌に働く力と力のモーメントの釣り合いの式を導出し、このことが、細菌の運動速度を決定する重要な要素となっていることを、形状パラメータを変更した計算によって示した。

第3章では、細長物体理論と境界要素法に基づいた数値解析によって、細菌の運動の解析を行い、両者の解析結果がよく一致することを示すとともに、細菌のまわりの流れの様子を示した。

第4章では、第3章で用いた数値解析法に基づいて、菌体とべん毛、あるいはべん毛の微少部分同士間の流体力学的な相互作用の大きさを調べ、べん毛の抵抗力理論で用いる粘性抵抗係数の値について検討した。菌体とべん毛の間の相互作用は、あまり小さくなく、細菌の運動の解析にべん毛の抵抗力理論を用いることは妥当である。一方、べん毛の微少部分同士間の相互作用は無視することができず、べん毛の形状および移動速度に応じた粘性抵抗係数を用いる必要がある。

第5章では、第2章の抵抗力理論をさらに拡張し、べん毛モータの回転軸が球形の菌体の中心を通らない細菌の場合や複数のべん毛をもつ細菌の場合の解析方法を示した。べん毛の配置によって、細菌の軌跡は様々な形状になる。とくに、べん毛モータの回転軸が菌体中心を通らない場合には、細菌の軌跡は二重螺旋の形になり、従来の研究で観察されている細菌の 'wobble' は、二重螺旋のうちの大きい方の螺旋に対応するものと推定される。

第6章では、菌体の形状が非球形の場合の細菌運動の解析法を示し、偏長回転楕円体や扁平回転楕円体の菌体をもつ細菌についての解析結果を示した。菌体が非球形の場合、細菌の運動で大きな影響を受けるのは、菌体の回転角速度のみであり、推進速度などはあまり変わらないことがわかった。

本研究により、細菌の形状とその運動の関係が明らかになり、観察結果との直接比較が可能な結果を得ることができる解析法が確立された。しかし、ここで行った解析は、べん毛や鞭毛による細菌や微生物運動の一部を調べたに過ぎず、細菌や微生物の遊泳には、多くの解明すべき点が残されている。以下に、今後に残された流体力学的な側面からの研究課題で、工学的な応用面と関係の深いものを列記する。

自然界の微生物運動を理解し、その作動原理を含めたモデルの構築を行うという観点からは、

(1) べん毛モータの発生する力のモーメントの大きさが有限であることを組み込んだ細菌の運動の解析法を構築する。べん毛モータの力のモーメントの大きさを計測する試みが行われ始めており、これらの研究の成果を取り入れることで、いまのところ既知の入力条件としているべん毛モータの回転数を決めることができる。また、逆に、推進速度からモータの力のモーメントを推定することで、依然未解明であるべん毛モータの構造およびその動作原理の解明のための基礎資料が得られる。

(2) 菌体とべん毛の位置関係に自由度を増した場合の細菌の運動の解析法を構築する。べん毛モータとべん毛本体の間には、フックと呼ばれる比較的柔らかい部分があり、べん毛を束にして遊泳するために必要な部分である。(1)とも関連して、より現実に近い形のモデルの構築のために必要となる。

(3) 細菌の停止時、再発進時の非定常な運動の特性を調べる。べん毛が一本の細菌は、ほぼ直線的に進むことしかできないため、タンブル時にべん毛モータの回転を逆方向に回転させ、べん毛の多型変換を利用して進行方向を変えている。タンブルに要する時間は、サルモネラ菌で約 0.1 秒で、べん毛モータの回転周期に比べるとゆっくりしており、時々刻々の形状変化を取り入れた解析が必要となる。

(4) 屈曲運動を含めた解析を行う。複数の鞭毛をもつ微生物では、螺旋運動ともに、屈曲運動を行うものも多く、その結果得られる運動様式は、べん毛を回転させるものよりも、より複雑であるものと推察され、行動範囲、最大速度、消費エネルギー、姿勢維持などのさまざまな観点から重要な示唆を含むものと考えられる。

また、液体中の微少な生物（粒子）の運動を理解し、マイクロ流体力学の構築の一端を担うという観点からは、

(5) 物体境界の影響を考慮して、細菌の挙動を調べ、細菌の観察時の容器壁面の影響を明らかにする。このことは、すでに一部行われており、細管内を自走するマイクロマシンを想定した場合にも重要な点である。

(6) 液体分子と微小物体との相互作用の影響を調べる。細菌の寸法は $1\mu\text{m}$ のオーダーであり、べん毛の半径は $10^{-2}\mu\text{m}$ のオーダーであることから、水分子の運動や水分子とべん毛を構成する分子の相

互作用が流体力学的な境界条件を支配していると考えられ、固体-液体間の物理現象として大変興味深い。

以上の課題は、本研究で扱った単純な細菌モデルを、より現実に近いものに発展させるのに必要なものである。下等な生命体と言われる細菌でも、そのシステムとしての機能はもちろん、遊泳運動という一面からだけ眺めてみても、未解明の部分は多い。今後、多少なりとも、その本質部分を明らかにしていきたい。

謝 辞

本研究の主題を与えて下さり、研究方針、研究の推進について終始ご指導、ご鞭撻を頂きました鳥取大学工学部教授 高野泰斉先生に心よりお礼申し上げます。また、本研究を支持して下さい、多くの有益なご助言を頂きました京都大学大学院工学研究科教授 赤松映明先生に深く感謝いたします。

数値解析、図面作成に関しては、研究室の元学生、臼井由和氏（日本電産）や博士前期課程在学中の多賀康博氏、伊藤誠氏を初めとする皆様にご協力を頂きました。ここに付記し、感謝の意を表します。

付 録

本研究では、定常のストークス方程式を基礎方程式としており、慣性力などの非定常効果は考慮されていない。そこで、以下では非定常現象の時間スケールと、細菌の運動の時間スケールを比較し、定常ストークス方程式を用いることの妥当性を検討する。

質量 m 、半径 r_b の球が、一定の力 F を受けて急に動き出す場合を考える。球にはストークスの抵抗 $-6\pi\mu r_b \dot{x}$ が働くので、この球の運動方程式は、

$$m\ddot{x} = F - 6\pi\mu r_b \dot{x} \quad (\text{A.1})$$

となる。

$u = \dot{x}$ と定義すると、式 (A.1) は、

$$m\dot{u} + 6\pi\mu r_b u = F \quad (\text{A.2})$$

となり、その解は、

$$u(t) = \frac{F}{6\pi\mu r_b} \left[1 - \exp \left\{ -\frac{6\pi\mu r_b}{m} (t - t_0) \right\} \right] + C \exp \left\{ -\frac{6\pi\mu r_b}{m} t \right\} \quad (\text{A.3})$$

となる。ここで、 C は積分定数であり、 t は時刻、 t_0 は最初の時刻を表す。 $u(t = t_0) = 0$ であることから、 $C = 0$ となるので、

$$u(t) = \frac{F}{6\pi\mu r_b} \left[1 - \exp \left\{ -\frac{6\pi\mu r_b}{m} (t - t_0) \right\} \right] \quad (\text{A.4})$$

が得られる。

式 (A.4) から、球の速度が一定値 $F/(6\pi\mu r_b)$ の 99 % に達するまでの時間 $\Delta t = t - t_0$ は、

$$\begin{aligned} \Delta t &= -\ln(1 - 0.99) \frac{m}{6\pi\mu r_b} \\ &\simeq 4.605 \frac{m}{6\pi\mu r_b} \end{aligned} \quad (\text{A.5})$$

となる。

細菌のおよその大きさは、 $1\mu m$ であり、 $r_b = 1\mu m$ の球で近似して、密度 ρ が水の密度 $1 \times 10^3 \text{ kg/m}^3$ に等しいとする。水の粘性係数 μ は、約 $1 \times 10^{-3} \text{ kg/(m} \cdot \text{s)}$ なので、これらの数値を式 (A.5) に代入すると、

$$\begin{aligned} \Delta t &= 4.605 \frac{(4/3)\rho\pi r_b^3}{6\pi\mu r_b} \\ &\simeq 1.02 \times 10^{-6} \text{ s} \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

となる。一方、細菌の運動の時間スケールは、べん毛モータの回転速度によって代表されるものと考えられ、その周期は速いものでも、 $10^{-3}s$ 程度である。したがって、細菌の運動を定常状態のものから予測するのは、妥当であると考えられる。